

ОРДЕНА ЛЕНІНА І ОРДЕНА ДРУЖБИ НАРОДІВ
АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ім. І.І.ШМАЛЬГАУЗЕНА

На правах рукопису

УДК 598.12.3 (6)

ФЕНТИСОВА

Тетяна Олександрівна

СИСТЕМАТИКА ЗМІЙ РОДУ AGKISTRODON (SERPENTES, VIPERIDAE)

ПАЛЕАРКТИКИ

03.00.08 - зоологія

АВТОРЕФЕРАТ

дисертації на здобуття вченого ступеня
кандидата біологічних наук

Київ - 1994

113 29.680
Робота виконана у Інституті зоології ім. І.І.Шмальгаузена
АН України.

Науковий керівник: чл. -кор. АН України, професор,
доктор біологічних наук, заслужен-
ний діяч АН України
М.М. Щербак.

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук,
О.И. Кошелєв,
кандидат біологічних наук
Г.А. Зерова.

Провідна організація Київський педуніверситет.

Захист відбудеться "___" _____ 1994 р. о
_____ годині на засіданні спеціалізованої наукової Ради
Д.016.09.01 при Інституті зоології ім. І.І.Шмальгаузена АН
України за адресою: 252601, Київ-30, вул. Б.Хмельницького,
15.

З дисертацією можна ознайомитися в бібліотеці Інституту
зоології ім. І.І.Шмальгаузена АН України.

Автореферат розіслано "___" _____ 1994 р.

Відгуки у двох екземплярах просимо надсилати за адресою:
252601, Київ-30, вул. Б.Хмельницького, 15.

Вчений секретар
спеціалізованої Ради
кандидат біологічних наук

В.В. Золотов

ЛНБ ім. В. Стефаніка
АН України

ЛНБ України ім. В. Стефаніка



00801808 (P)

Актуальність тем. Систематика змій роду *Agkistrodon* привертала до себе увагу багатьох герпетологів. Особливо багато суперечливих суджень існує з приводу систематики щитомордників Палеарктики. Про це красномовно свідчать матеріали Першої Азіатської Герпетологічної конференції, що відбулася в Китаї в 1992 році. Найвні нині дані настільки настільки суперечать одне одному, що виникла необхідність провести ревізію данного роду змій, які живуть в Палеарктиці. Неодноразово робилися спроби розгляду таксономії і спеціальні ревізії групи (Stejneger, 1907; Ведряга, 1912; Нікольський, 1916; Терентьев, Чернов, 1940; Gloyd, 1972; Gloyd, Copant, 1990). Остання із згаданих праць являє собою об'ємну монографію присвячену роду *Agkistrodon*. Однак, за словами самих же авторів найменш вивченим для них, у зв'язку з політичною неприсутністю колишнього СРСР, залишилися північнопалеарктичні види. Дослідники, що працюють в цьому регіоні, постійно стикаються з проблемами визначення Звичайного щитомордника *A. halys* і Середнього щитомордника *A. intermedius*. До цього часу не визначені межі ареалів цих форм не знайдені характерні ознаки. Подібні проблеми є і у вивчені *A. i. saxatilis*, *A. shedaoensis* і *A. caliginosus*, а також внутривидової систематики *A. halys*. Не вирішеними залишаються численні питання систематики *Agkistrodon* і на рівні роду.

Багато дискусій викликає питання про типову територію *A. halys*, оскільки первинний опис поданий Палласом (Pallas, 1776) не дає про це достатньої інформації.

Поряд із викладеними вище проблемами, не вирішивши які не можна говорити про проведення природоохоронних заходів і фауністичних досліджень, для даного роду залишаються невизначеними ареали більшості видів, центри видоутворення і філогенія. Відповіді на ці питання, безперечно, зроблять свій внесок в наше розуміння історії формування герпетофауни як окремих зоогеографічних областей, так і Палеарктики в цілому.

Мета і завдання досліджень. Основною метою є ревізія систематики роду *Agkistrodon*. серед основних завдань що вимагають першочергового вирішення є такі:

1. Вивчення і ревізія видової і внутривидової структури роду на основі вивчення характеру мінливості ознак фолідозу, морфометрії, забарвлення і краніального скелета всіх північно-палеарктичних видів роду.

2. Складання таблиць визначень, карт ареалів і кадастрів.

3. Побудова філогенетичної системи.

Наукова новизна. Остання ревізія роду *Agkistrodon*. Була проведена американськими вченими (Gloyd, Conant 1990) в 1990 році. Однак, за твердженнями самих авторів, систематика азіатських щитомордників вивчена недостатньо (вони мали в своєму розпорядженні не більше 20 особин цих змій) і потребує додаткових досліджень. Таким чином дана робота є першим повним дослідженням азіатських видів роду (досліджено 651 екземпляр), побудованим на використанні великої кількості (більше 50) зовнішньоморфологічних і краніологічних ознак і обробки даних на ПЕОМ за допомогою ряду методів багатовимірної статистики. Треба відмітити також, що ця робота є першим на Україні дослідженням цього питання. В результаті проведених досліджень відтворений вид *A. saxatilis* Emelianov, 1937, а межі цього первинно монотипічного виду розширені за рахунок підвиду (*A. s. shedaensis* (Zhao, 1979), який раніше мав видовий статус. Види *A. intermedius* (Strauch, 1868) і *A. caliginosus* (Gloyd, 1972) визнані невалідними і зведені в підвиди відповідно до *A. halys* (Pallas, 1776) б *A. blomhoffii* (Boie, 1826). Встановлені точніші межі ареалів і складені кадастри всіх азіатських видів роду. Побудована схема філогенії групи. Розроблена таблиця визначень для польової діагностики видів роду *Agkistrodon*.

Практичне значення. Розроблені принципи діагностики близьких таксонів на основі зовнішньоморфологічних даних, що не потребують вбивання змій. Відомості про ареали, чисельність і особливості біології видів, що вивчаються, рекомендовані для розробки природоохоронних заходів.

Апробація роботи. Матеріали досліджень були представлені на трьох щорічних міжнародних конференціях (Будапешт, 1991; Хуаншань, 1992; Барселона, 1993).

Публікації. По темі дисертації опубліковані тези до міжнародних конференцій.

Структура і об'єм роботи. Дисертація складається зі вступу, п'яти розділів і висновків. Вона викладена на ... сторінках машинописного тексту, який включає в себе 21 таблиця, 30 малюнків, 53 фотографії та бібліографію, яка складається з ... джерел іноземних авторів.

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Матеріалом для даної праці послуговували колекції Зоологічного музею Інституту зоології АН України, закордонних музеїв: Інституту зоології АН Росії, Московського держуніверситету, а також Лондона, Сан-Франціско, Чикаго, Кембріджа, Женеви, Ан-Арбора, Вонна, Копенгагена, Стокгольма, Торонто. Загальна кількість опрацьованого матеріалу становить 651 екземпляр.

Статевий диморфізм, вікова, внутривидова, міжвидова мінливість вивчалися за 42 зовнішньоморфологічними (Табл. 1), 15 краніологічними ознаками. Застосовуючи метод головних компонент досліджувалась можливість виділення маркерних ознак. Для в'яснення структури загальновидових і підвидових виборок застосовувався кластерний аналіз. Для кожної пари виборок вираховували відстань у багатовимірному просторі найбільш інформативних ознак, відібраних на попередньому етапі обробки даних.

При використанні індексів були проведені: 1) попередня обробка (стандартизування, логарифмування і т.п.) для одержання нормально розподілених рівнорозмірних даних; 2) регресійна трансформація всіх мірних ознак в логарифмічні функції від генерального розміру об'єкту (напр. довжини тіла L):

$$Y_i^* = \log Y - b \cdot (\log X_i - \log \bar{X});$$

де Y_i^* - трансформоване значення вихідної ознаки (Y_i) у i -того об'єкту, X_i - розмір (L) i -того об'єкту, \bar{X} - середня арифметична (L); після цього розмір об'єкту (L), як вихідна ознака, виключається з аналізу; 3) вказана трансформація не створює наведеної кореляції, але робить трансформовані ознаки лінійно незалежними від розмірів (L), що дає можливість використовувати багатовимірні методи, наприклад головні компоненти.

Дані обробки зовнішньоморфологічних ознак порівнювали з результатами остеологічних досліджень. Останні базувались на аналізі виборки з 61 черепа п'яти видів і одного підвиду азіатських щитомордників (Gloyd, Conant, 1990), а також види роду *Agkistrodon* Нового Світу - *A. piscivorus*, *A. contortrix* і близьких родів *Trimeresurus*, *Lachesis*, *Crotalus*, *Sistrurus*. Це дозволило нам вперше провести комплексні статистичні дослідження черепів практично всіх азіатських видів щитомордників. Для того, щоб уникнути суб'єктивності при вивченні краніального скелета ми діяли так,

Таблиця 1. Основні зовнішньоморфологічні ознаки.

Скор. назв.	ОЗНАКИ
LBL	Кількість верхнегубних щитків зліва
LBR	і справа.
NKL	Кількість нижнегубних щитків зліва
.NKR	і справа.
LBGL	Кількість нижнегубних щитків, що торкаються передньо-
LBGR	го нижнечелепного щитка зліва і справа.
PRL	Кількість передочних щитків зліва
PRR	і справа.
PTL	Кількість заочних щитків зліва
PTR	і справа.
TML	Кількість скроневих щитків зліва; нараховувалося у двох
TMLL	рядах: I-ий торкається заочних щитків, II-ий до I-го ряду скроневих.
TMR	Теж саме, тільки справа.
TMRR	
T	Кількість луски навколо тім'яних щитків. Підраховувалася
	вся луска, що торкається тім'яних (за винятком заочних
	щитків).
SQ1	Кількість луски навколо тіла в одному ряді на
	рівні п'ятого черевного щитка.
SQ2	Кількість луски навколо середини тіла в одному ряді на
	рівні сімдесят п'ятого черевного щитка.
VENT.	Кількість черевних щитків.
SCD	Кількість підхвостових щитків.
AN	Кількість анальних лусок. Підраховувалася луска, що
	обрамляє збоку (справа і зліва) анальний отвір.
RR	Номер ряду з якого на лусці з'являються реберця.
Y	Наявність темної смуги на ямочному щитку.
G	Кількість пар горлових лусок.
L	Довжина тіла вимірювалася від переднього краю міжчелеп-
	ного щитка до заднього краю анального (всі виміри подані
	у міліметрах).
LCD	Довжина хвоста вимірювалася від заднього краю анального
	щитка до кінчика хвоста.
L4A	Довжина нижнього краю 4-го верхнегубного щитка (зліва).
L4B	Довжина верхнього шва 4-го верхнегубного щитка (зліва).
L4H	Довжина бічного шва між 4-им і 5-им верхнегубними щит-
	ками (зліва).
R4A	Теж саме, тільки справа.

Таблиця 1 (продовження). Основні зовнішньоморфологічні ознаки.

Скор. назв.	ОЗНАКИ
R4B R4H DIN DPIL	Теж саме, тільки справа. Довжина шва між міжносовими і передлобовими щитками Довжина пілеуса, виміряна від краю тім'яного щитка до шва між міжчелепними та міжносовими щитками.
B	Довжина верхнього краю рострального щитка, виміряна на рівні шва між ростральним та міжносовими щитками.
A	Довжина шва між ростральним та переднім носовими щитками
DFR	Відстань від лобового щитка до кінця морди.
LTC	Відстань між очима, виміряна по задньому краю ока.
D	Відстань від кінця морди до шва між третім та четвертим верхнегубними щитками (рачується від кінця рота).
LPRF	Довжина шва між передлобовими щитками.
LIN	Довжина шва між міжносовими щитками.
LFR	Довжина лобового щитка.
LTF	Ширина лобового щитка (виміряна по шву між лобовим і передлобовими щитками).

Таблиця 2. Перші три головні компоненти для п'ятнадцяти краніологічних ознак амій роду *Agkistrodon*.

ОЗНАКИ	КОМПОНЕНТИ		
	I	II	III
GR	.07	-.28	-.25
NEL	.20	.47	-.11
NP	.21	.40	.00
NDL	.22	.47	-.08
B1	.31	-.00	-.14
B8	.16	-.23	.02
E1	.34	-.03	.03
E2	.33	-.01	.12
PL1	.32	.00	.09
PL2	.31	-.07	.21
O1	.25	.04	.03
O2	.31	-.11	-.09
B9	-.00	-.00	.88
O3	.25	-.31	.06
O4	.24	-.34	-.16

ніби нам попередньо нічого не відомо про структуру роду, тобто весь остеологічний матеріал був об'єднаний в одну виборку. Ми намагались вяснити, чи існує об'єктивно яка небудь неоднорідність за окремими ознаками, чи їх комплексами. Насамперед для вивчення ми відібрали вісім кісток, кожна з яких була описана по якомога більшому числу вихідних параметрів: загальна кількість їх 40. Далі, використавши кластерний аналіз і метод головних компонент, нам вдалося відібрати з вихідних ознак -15, які роблять найбільший внесок в сумарну дисперсію виборки, причому вони несли інформацію уже тільки про п'ять кісток.

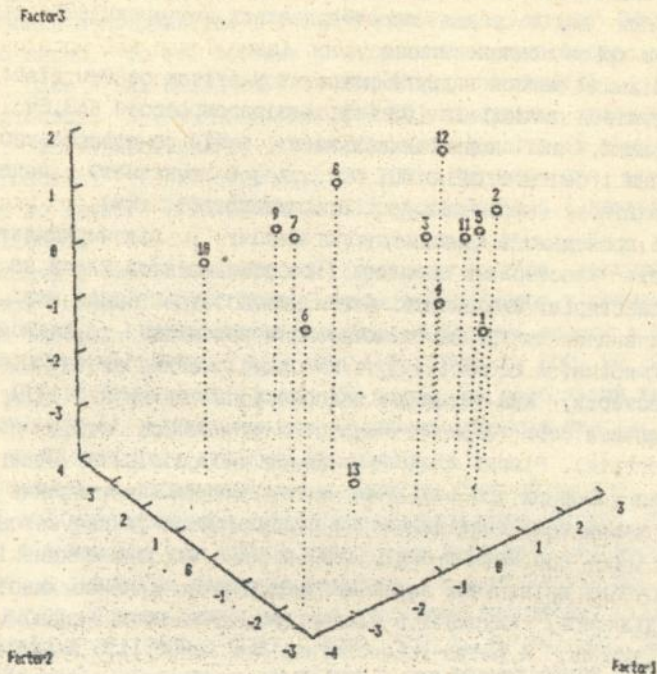
Був проведений електрофорез м'язової тканини у поліакріламідному гелі кількох видів щитомордників: *A. blomhoffii*, *A. halys*, *A. i. saxatilis*. Однак результат вийшов неякісний, через поганий стан зразків, оскільки одержання живих екземплярів пов'язано нині з великими труднощами.

Для уточнення висновків, зроблених за допомогою морфологічних і остеологічних методів, була зроблена спроба вивчити структуру поверхні луски щитомордників за допомогою скануючого мікроскопа. Для цього зразки луски були відправлені в Швецію, де було проведено дослідження. Вивчалися зразки: *A. intermedius* (Забайкалля), *A.* (Казахстан, Талди-Курганська обл., р-н о. Зайсан; Азербайджан), *A. blomhoffii* (Приморський край), *A. i. saxatilis* (Приморський край). На жаль, результати досліджень досі не одержані.

Всі розрахунки проводились на ПЕОМ IBM PC/AT 386 в Зоологічному музеї Інституту зоології АН України. Для кластерного аналізу використаний пакет прикладних програм IZANU.

РЕЗУЛЬТАТИ РЕВІЗІЇ РОДУ І ЙХ ОБГОВОРЕННЯ

Аналіз вихідної виборки черепів проводився за методом головних компонент при цьому використовувалися лише перші три компоненти, оскільки 95% інформації, що враховані ними дали цілком задовільний результат. На мал.1 представлено видові середні краціологічних показників в координатах цих компонент. Добре видно, що відносно I-I і II-ої компоненти від єдиного комплексу азіатських видів щитомордників відокремились американські види: 6- *A. piscivorus*; 7- *A. contortrix*. Найбільший внесок в першу компоненту роблять ознаки, що несуть інформацію про *basiparaspheoid*, *entoptyergoideum*, *palatinum* і *occipitale*. В середині утвореного комплексу азіатських видів простежується чітка видова диференці-



Мал. 1. Розташування видових середніх краніологічних показників 13 видів шитомордників в координатах трьох головних компонент, обчислених по матриці кореляції 15 краніологічних ознак. Agkistrodon: 1-himalayanus; 2-intermedius; 3-blomhoffii; 4-halys; 5-saxatilis; 6-piscivorus; 7-contortrix; Trimeresurus: 8-gramines; 9-albolabris; 10-malabaricus; 11-Crotalus horridus; 12-Sistrurus catenatus; 13-Lachesis muta.

ація, яка визначається другою і третьою компонентами, серед американських видів також спостерігається диференціація відносно кожної з трьох компонент.

Найбільший внесок в другу компоненту внесли ознаки (Табл. 2), що стосуються *occipitale* (O3.04), *basiparasphenoid* (B8,GR), а також ознаки, які кодують кількість зубів на *entopterygoideum*, *palatinum* і *dentale* (NEL, NP, NDL), в 3-ю компоненту - ознака, що несе додаткову інформацію про *basiparasphenoid* (B9).

Дані проведеного компонентного аналізу є підтвердженням результатів кластерного аналізу. Вся виборка поділилася на сукупність кластерів, які досить чітко демонструють видові межі. З малюнка 2 видно, що група азіатських щитомордників (*A.himalayanus*, *A.intermedius*, *A.blomhoffii*, *A.halys*, *A.i.saxatilis*) утворює групу кластерів, яка примикає до чітко відмежованої другої групи, яка включає в себе черепа американських видів (*A.piscivorus* і *A.contortrix*). Рівень віддаленості цих двох груп настільки велик, що можна говорити про виділення азіатських видів в окремий рід. Таким чином наші дослідження не суперечать висновкам Хож і Романо-Хож (Hoge and Romano-Hoge, 1981, p.188) про виділення в окремий рід *Gloydus* азіатських видів щитомордників. Останні в свою чергу розділились, виходячі з кладограми, на чотири групи видів *A.himalayanus*, *A.halys-intermedius*, *A.i.saxatilis*, *A.blomhoffii*. Як бачимо, групи видів *A.halys* і *A.intermedius* не чітко відокремлені один від одного і являють собою практично єдину групу (Мал. 3). Найближче до американських видів розміщений *A.blomhoffii*. Чітко відмежований від інших видів *A.i.saxatilis*.

При аналізі фолідоза і деяких пластичних ознак вдалося визначити закономірності, котрі пояснюють труднощі, що виникають перед дослідниками, які займаються систематикою щитомордників. Всі зроблені до нас описи в своїй більшості були засновані лише на забарвленні особин і на невеликій кількості ознак фолідоза. Серед останніх застосовувались такі загальносхемні ознаки, як: кількість луски навколо середини тіла (Sq), число верхньогубних щитків (Lab), кількість черевних (Ventr); підхвостових (Scd) щитків. Виявлена значна трансгресія крайніх значень цих ознак в усіх видів щитомордників. Деякі із застосованих раніше ознак пов'язані із статевим диморфізмом, і тому застосовуватись як діагностичні не можуть. Відібрані нами ознаки відбивають основні напрямки адаптивної мінливості ознак.

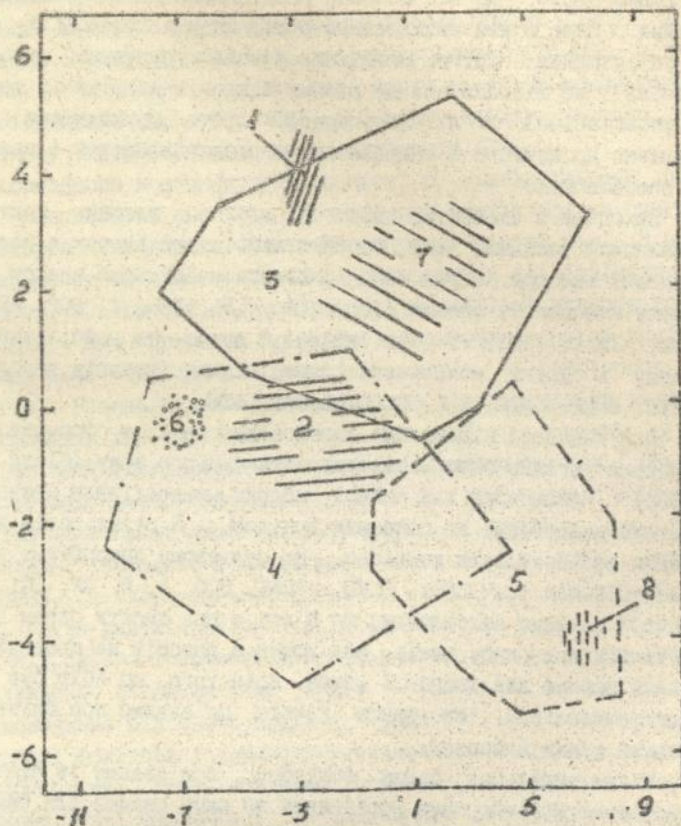
Використавши метод головних компонент ми вивчили розміщення 651 особини в координатах 1-1 і 2-1 головних компонент (Мал.2). З малюнка видно, що всі особини розділились на три основні угруповання. Одне з них складається з підвидів *A.blomhoffii* і особин *A.caliginosus*. Друге, найбільше з усіх угруповань, складається з особин, що відносяться до різних підвидів *A.halys* (в тому числі *A.intermedius*) і *A.i.stejnegeri*. Третє угруповання розміщене близько до другого і складається з представників *A.i.saxatilis* і *A.shedaoensis*.

Виходячи з елементів першого і другого власних векторів, ми визначили ознаки, які зробили найбільший внесок в розмежування видових виборок. Серед ознак фолідоза найбільший внесок в першу і другу компоненту внесли (Табл. 4) : LBL, NKL, T, SQ2, RR, G, PRL, PTL, TMLL, SQ1, Y. Із Таблиці 3 видно, що найбільший внесок в першу і другу компоненти серед мірних індексів внесли: DPCT, DLTC, DNLF, LNTC, LLL, LLCD, L4BA, L4TG.

Для вивчення міжвидових взаємовідносин були сформовані видові виборки згідно останньої систематики цього роду (Gloyd, Conant, 1990). Насамперед для кожної виборки ми дослідили наявність статевого диморфізму за ознаками фолідозу. З результатів досліджень ознак фолідозу було виявлено, що статевому диморфізму підлягають десять ознак (L, LCD, LLCD, VENT, SCD, A, B, AN, SQ1, SQ2). До речі, важливо відзначити, що п'ять з цих десяти ознак використовувались при опису видів, але жоден з авторів не проводив вимірювання окремо для самців і самок. Крім того, що збір був не завжди багаточисельним, ми також нічого не знаємо про співвідношення статей у цих виборках.

Після виділення ознак фолідозу, пов'язаних із статтю, було проведено міжвиборочне порівняння за ними окремо для самців і самок. Воно показало, що виборки *A.blomhoffii* і *A.caliginosus*, *A.halys* і *A.intermedius*, *A.shedaoensis* і *A.i.saxatilis* дуже подібні і відрізняються одна від одної лише незначною кількістю ознак, пов'язаних із статтю. Необхідно також відзначити, що виборка *A.i.saxatilis* відрізняється від всіх видів значною кількістю ознак, пов'язаних із статтю. Це свідчить про значні відмінності цієї виборки від решти видових виборок.

Далі було проведено порівняння видових виборок за ознаками фолідозу не пов'язаними з статтю. Дослідження показали, що відмінності між виборками *A.strauchi*, *A.halys*, *A.blomhoffii*



Мал. 2. Розташування 651 особини щитомордників (р. Agkistrodon) у координатах двох головних компонент, обчислених по матриці кореляції 42 ознак фолідову. Agkistrodon: 1- A. strauchii; 2- A. h. intermedius; 3- A. b. blomhoffii; 4- A. h. halys; 5- A. saxatilis; 6- A. h. stejneri; 7- A. b. caliginosus; 8- A. s. shedaoensis.

Табл. 3. Матриця власних векторів матриці кореляції
мірних індексів.

ОЗНАКИ	КОМПОНЕНТИ			
	I	II	III	IV
LLCD	.005123	-.389601	-.291224	-.260453
LABA	.073252	.556386	-.391913	-.069304
LATG	.066002	.545037	-.397771	-.054513
DPL	.270340	.251817	.489719	-.097721
BA	.104772	-.166473	-.350730	-.280083
LTL	.315869	.209510	.405852	-.079846
DPTC	.390400	-.157315	-.089907	.233854
DLTC	.407054	-.184220	-.164218	.236713
DNLF	-.367139	-.111346	-.016192	.181917
LNTC	.416680	-.065523	-.082290	.225933
LFTF	-.114909	.110208	-.131770	.591783
LLL	.354953	-.126155	-.112004	.135643
DNTC	-.201755	.055898	.061866	.516282

Табл. 4. Матриця власних векторів матриці кореляції
ознак фолідозу.

ОЗНАКИ	КОМПОНЕНТИ			
	I	II	III	IV
LBL	.281822	.176441	.016535	-.110170
NKL	.353243	.139628	.277187	.295531
LBGL	.169827	.232198	.359538	.667854
PRL	.050683	-.523468	.233309	.065755
PTL	.136593	-.423697	-.016668	.232191
TMLL	.045749	-.353235	.316671	-.231912
T	.341294	.173511	.009771	-.120600
SQ1	.260654	-.303083	.264276	-.220061
SQ2	.432648	.036335	-.126132	-.032087
VENT	.319578	.109838	.037368	-.354311
SCD	-.127133	.184155	.675273	-.296501
RR	.289675	.084461	-.220677	-.197399
Y	.273188	-.363053	-.214132	.158533
G	.308531	.094548	-.029128	-.030450

A. i. saxatilis дуже глибокі і стосуються більшої кількості ознак. В той же час відмінності між виборками *A. halys* і *A. intermedius*, *A. blomhoffii* і *A. caliginosus*, а також *A. i. saxatilis* і *A. shedaensis* незначні, що відбивається в малій кількості ознак, за якими ці дві виборки достовірно відрізняються одна від одної. Так *A. caliginosus* відрізняється від *A. blomhoffii* лише за двома ознаками фолідову, не пов'язаними в статтю: кількістю нижньогубних щітків (NKL) і довжиною нижнього края четвертого верхньогубного щітка (L4B). Виборка *A. shedaensis* відрізняється від *A. i. saxatilis* також лише за двома ознаками, не пов'язаними в статтю: відсутність темної смуги на ямочному щітку (Y); довжиною нижнього края четвертого верхньогубного щітка.

Таким чином, в ході дослідження ознак фолідову були встановлені значні відмінності *A. i. saxatilis* від всіх видових виборок і велику подібність між виборками *A. halys* і *A. intermedius*, *A. blomhoffii* і *A. caliginosus*, а також *A. i. saxatilis* і *A. shedaensis*. Цікаво відзначити загальну закономірність в тому, що кількісні показники ознак фолідову зростають від Південного сходу Китаю на захід до берегів Каспійського моря. При цьому, кількісні показники *A. i. saxatilis* не вкладаються в дану закономірність. Ми пояснюємо це паралелізмом в розвитку, зумовленим подібними умовами життя.

З нескорельованих мірних ознак ми утворили індекси. Останні також були досліджені на наявність статевого диморфізму тим же методом що й для ознак фолідову. Результати досліджень індексів показують, що самки і самці мають достовірні відмінності в сукупності за п'яти ознаками (LLCD, DPL, BA, LTL, LFTF). Після того були проведені порівняння видових виборок за індексами. Для індексів, пов'язаних в статтю, порівняння проводились для самців і самок окремо. За результатами міжвиборочних порівнянь, виборки *A. halys* і *A. intermedius* відрізняються лише за трьома (L4BA, DLTC, DNLF) із шести індексів, не пов'язаних із статтю, також між виборками самок *A. halys* і *A. intermedius* за індексами, пов'язаними в статтю, немає достовірних відмінностей, хоча самці відрізняються за двома з п'яти індексів: LLCD і BA. При порівнянні видових виборок *A. blomhoffii* і *A. caliginosus* виявилось, що немає достовірних відмінностей між цими виборками за індексами, не пов'язаними в статтю. Виявлені відмінності між цими групами лише за індексами, пов'язаними в статтю. Між виборками *A. i. saxatilis* і *A. shedaensis*

також немає достовірних відмінностей за індексами, не пов'язаними з статтю, однак за індексами, пов'язаними з статтю, достовірно відрізняються самки за одним індексом - ВА. Достовірні відмінності спостерігаються для виборок *A. halys*, *A. blomhoffii* і *A. i. saxatilis*, як за індексами, не пов'язаними з статтю, так і для індексів, пов'язаних з статтю.

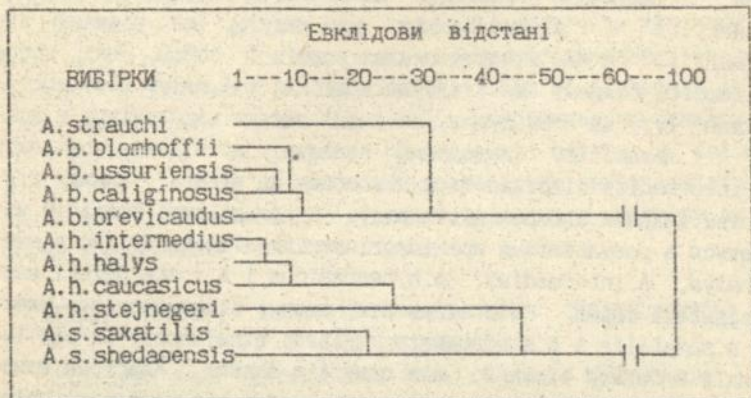
На основі результатів, одержаних при вивченні індексів, ми можемо стверджувати, що *A. i. saxatilis* є такою ж чітко відмінною групою, як види *A. halys* і *A. blomhoffii*. Виборки *A. caliginosus* і *A. blomhoffii*, *A. halys* і *A. intermedius*, а також *A. i. saxatilis* і *A. shedaensis* не мають достовірних відмінностей і являють собою практично єдині групи.

Для в'яснення величини відмінностей між виборками за сумою всіх відібраних ознак, не пов'язаних із статтю, ми вираховували матрицю відстаней. На основі цих даних була побудована кладограма (Мал. 4). З малюнка 4 видно, що виборки *A. intermedius*, *A. halys* і *A. i. stejnegeri* нечітко відмежовані одна від одної і є практично єдиною групою. Те ж саме можна сказати і про виборки *A. blomhoffii* і *A. caliginosus*, а також *A. i. saxatilis* і *A. shedaensis*. В той же час виборка *A. i. saxatilis* помітно відмежована від комплексу видів *halys-intermedius-stejnegeri*. Добре відмежована від інших видів видова виборка *A. strauchii*.

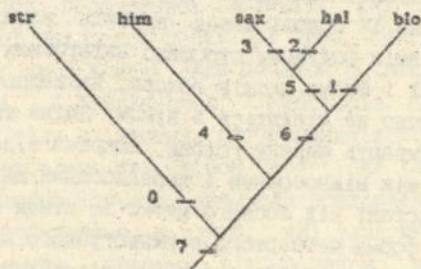
На наступному етапі ми провели порівняння всіх підвидових груп за ознаками, не пов'язаними з статтю (результати порівнянь наведені в описах видів) і визначили ранг спостережуваних відмінностей, - тобто, наскільки сильні відмінності між всіма підвидовими групами і як ці відмінності співвідносяться з рівнем міжвидових відмінностей роду *Agkistrodon*. Для вивчення підвидових відмінностей було сформовано сім виборок видів і п'ять підвидів: N 1 - *A. strauchii*, N 2 - *A. affinis*, N 3 - *A. intermedius*,; N 4 - *A. blomhoffii*, N 5 - *A. b. brevicaudus*; N 6 - *A. b. ussuriensis*; N 7 - *A. halys*; N 8 - *A. h. caucasicus*; N 9 - *A. i. saxatilis*; N 10 - *A. i. stejnegeri*; N 11 - *caliginosus* і N 12 - *A. shedaensis*.

Ми, так само як і раніше, вираховували матрицю відстаней між всіма 12-ма виборками, за якою побудували кладограму (Мал. 5), що відбивають подібність підвидів роду *Agkistrodon*. З одержаних результатів випливає, що всі підвидові виборки розділились на дві групи, одна з яких складається з підвидів *A. blomhoffii*, інша - з підвидів комплексу *halys - intermedius*, до останньої примикають

Малюнок 5. Кладограма видів та підвидів азіатських щитомордників (р. *Agkistrodon*), яка побудована на основі морфологічних даних.



Малюнок 6. Кладограма азіатських видів щитомордників. Визначення: відросток на palatinum виражений: 0-сильно, 1-не сильно, 2-слабо, 3-відростка немає; гребінь на bsiparasphenoid виражений: 4-слабо, 5-гребня немає; 6-три зуба на palatinum; 7-колір складається з продужних смуг.



A. i. saxatilis і *A. shedaensis*. Цікаво звернути увагу на чутливість методу в плані екологічної спеціалізації виду - до кластерів комплексу *halys-intermedius*, представники якого живуть в аридних кліматичних умовах, найближче розміщена виборка *A. i. saxatilis* і *A. shedaensis*, що живуть, на відміну від *A. blomhoffii*, на кам'янистих схилах горбів і сопок, які добре прогриваються сонцем, що і набули подібних з *A. halys* морфологічних ознак. Тут, на нашу думку, очевидні ознаки паралелізму в розвитку *A. i. saxatilis*. Кладограма показує, що підвиди комплексу *halys-intermedius* відрізняються між собою на рівнях, нижчих відмінностей видових виборок цього роду. Одержані дані повністю узгоджуються з результатами краніологічних досліджень згідно з якими *A. halys*, *A. intermedius*, *A. h. caucasicus* і *A. i. stejneri* найменш відмінні форми. Слід відмитити, однак, відмежованість кластерів *A. saxatilis* і *A. shedaensis*. Рівень відмінності їх від інших видів набагато більший, ніж один від одного. Кластери комплексу *blomhoffii* утворюють добре відмежовану від комплексу *halys* групу. Причому кладограма показує, що виборки *A. b. blomhoffii*, *A. b. ussuriensis*, *A. caliginosus* і *A. b. brevicaudus* розрізняються між собою на рівнях нижчих відмінностей видових виборок цього роду.

На основі отриманих даних можна твердити, що, не зважаючи на низьку міжвидову мінливість за кожною ознакою окремо, види роду *Agkistrodon* можна диференціювати за сумою кількох ознак. При цьому модель міжвидових взаємовідношень повністю узгоджується з остеологічними даними.

З метою вивчення вікових змін ознак кожного виду, були побудовані графіки за індексами пов'язаними з статтю. З аналізу графіків випливає, що вікова мінливість даних індексів не має видової специфіки, однак на їх основі можна зробити загальні висновки відносно вікових змін фолідозу стосовно азіатських шитомордників в цілому. Пропорції і форма шитків голови, закладаючись ще в ембріогенезі, практично не міняються з віком. Зміни торкаються лише промірів, що відбивають ширину голови, зокрема відстань між очима, довжину шва між міжчосовими і передлобними шитками при незмінній довжині відстані від лобного шитка до кінця морди. Як показали графіки, форма четвертого верхньогубного шитка з віком у *A. h. intermedius*, *A. i. saxatilis* і *A. b. caliginosus* трохи видовжується, набуваючи трапезовидної форми, що свідчить про підвидову

належність *A.h.intermedius* і *A.b.caliginosus*. В усіх інших видів цей щиток залишається незмінним, маючи прямокутну чи квадратну форму.

Таким чином, з результатів морфологічних і краніологічних досліджень випливає, що виділення *A.intermedius*, *A.shedaeensis* і *A.caliginosus* в окремі види штучне і суперечить дійсному поділу роду *Agkistrodon*. Всі попередні спроби систематизації роду будувалися, в основному, на забарвленні і тому не відбивали істинного стану даних груп. Ми вважаємо більш обґрунтованим вважати форми *intermedius* і *stejnegeri* підвидами *A.halys*, а *caliginosus* *A.blomhoffii*. В то же час відмінності групи *saxatilis* від інших видів настільки великі, що дозволяють виділити цю групу як вид, а форму *shedaeensis* - як його підвид.

МОЖЛИВІ ШЛЯХИ ЕВОЛЮЦІЇ СУЧАСНИХ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДУ AGKISTRODON

Проведене нами дослідження видів роду *Agkistrodon* (*sensu stricto*) примушує нас переглянути схему еволюції і розселення цієї групи. Нижче ми спробуємо розглянути ці питання, виходячі з даних морфології, остеології і палеогеографії. Результати кладистичного аналізу приведені на мал. 6.

На нашу думку серед азіатських представників роду *Agkistrodon* (*sensu stricto*) найбільш давніми і близькими до гіпотетичного предка видами є *A.strauchi* і *A.himalayanus*, а не *A.i.intermedius* як вважає Конант (Gloyd, Conant, 1990). До цього висновку ми прийшли на основі морфологічних, остеологічних і палеогеографічних даних. В кінці еоценового часу розпочалося перше підняття Гімалаїв, яке завершилось в пізньому Палеогені (Флеров і інш., 1974). Можна припустити, що саме з цього моменту починають діяти фактори просторової ізоляції, які сприяють відокремленню від загальної предкової популяції груп, які в результаті, шляхом адаптації до умов життя, дали початок сучасним монотипічним видам - *A.strauchi*, *A.himalayanus*, *A.monticola*. Вивчення малюнка спинної частини тіла азіатських щитомордників підтвердило наші припущення. Встановлено для ящірок *Lacertidae* (Ланц Л.А., 1928), що в еволюції малюнка спочатку виникали поздовжені смуги і лінії, які потім трансформувалися в плями, які зливаючись, згодом утворили поперечні смуги, причому відомо також, що примітивний малюнок довше зберігається на передній частині тіла, ніж на задній. На

нашу думку ці висновки цілком прийнятні для змії, зокрема для щитомордників. Таким чином, найбільш примітивний малюнок у *A. strauchi*. Він складається з чотирьох поздовжніх ліній, переривчастих, які іноді роблять звивини і зливаються разом, утворюючи малюнок у вигляді несиметричних плям або зигзагу. У *A. himalayanus* примітивний малюнок з поздовжніх ліній зберігається в передній частині тіла, а на задній розміщені плями, однак в окремих екземплярів малюнок із поздовжніх смуг займає або всю спинну частину тіла, або складається лише з парних плям. Що ж стосується *A. monticola*, який має однорідне чорне забарвлення, то, на нашу думку, це вторинне надбання, пов'язане з адаптацією до умов високогір'я.

Таким чином, відокремлення *A. strauchi*, *A. himalayanus*, *A. monticola* сталося на самих ранніх етапах еволюції роду і дальший їх розвиток відбувався в ізоляції, що сприяло збереженню багатьох анцестральних ознак, поряд з набуттям нових, зумовлених адаптацією до умов високогір'я. Необхідно відзначити такі анцестральні ознаки, як більше, ніж в інших видів роду число зубів на *palatinum* - 4, менш пригладжений, ніж у інших хоанальний (*choanal*) відросток на *palatinum*, дорзальне підняття на *dentale* і гребінь на *basiparaphenoid*. На морфологічному рівні ці види відрізняються низьким числом верхньогубних шитків (звичайно 6-7) і невзначною кількістю рядів луски навколо середини тіла (звичайно 19-21).

Недостатність палеонтологічного матеріалу не дозволяє зробити висновок про центр походження роду, але, очевидно, він розміщувався поблизу від нинішнього регіону скупчення найбільшого числа видів роду. Таким чином ми припускаємо, що перші представники роду *Agkistrodon* (*sensu stricto*) виникли в Південно-Східній частині Азії протягом раннього Третичного періоду (Палеоцен - ранній Олігоцен) поширилися по континенту. Саме в цей період іде формування основних напрямків еволюційного розвитку роду. В Центральній Азії протягом еоценового часу почалися процеси аридизації клімату, які поєднувалися із значними тектонічними змінами (Флеров і інш., 1974). Очевидно, це й дало поштовх для виникнення кількох напрямків еволюційного розвитку роду. Серед останніх ми можемо виділити два, на нашу думку, основних, які призвели до розподілу колись цільної популяції. Одним із них є напрямок, який сприяв пристосуванню тварин до аридизації клімату. Інший сприяв виживан-

ню шляхом втечі від несприятливих умов до сприятливіших.

Перший із вказаних напрямків характеризувався пристосуванням тварин до аридного клімату, яке виражається в збільшенні числа рядів луски навколо середини тіла та верхньогубних щитків. Цей напрямок, в результаті, поклав початок предкам, які в свою чергу привели до утворення комплексу *A. halys* і всіх його підвидів, що мають 23 ряди луски навколо середини тіла і 7-8 верхньогубних щитків. Малюнок являє собою повний перехід від пар плям, що лише злегка контактують між собою, як наприклад у *A. h. boehmei*, до чітких поперечних смуг, як у *A. h. halys*, з усіма перехідними формами у вигляді плям, що по-різному алились між собою. Прикладом останнього можуть бути малюнки тіла *A. h. intermedius*, *A. h. cognatus* і *A. h. caucasicus*. Таким чином, виходячи з аналізу малюнку тіла щитомордників комплексу *A. halys* можна припустити, про неоднорідність групи з точки зору еволюційної розвинутості. Найбільш еволюційно молодшою групою є номінативна форма *A. h. halys* із пониззя Волги, а найбільш примітивною, на нашу думку - *A. h. boehmei*. Морфологічні дослідження та дослідження на остеологічному рівні підтвердили це припущення.

Ареал предкових представників цього напрямку займав, очевидно, західну і центральну частину азіатського континенту, оскільки саме в цій частині сконцентровані всі сучасні підвиди *A. halys*. Слід визначити, що номінативна форма *A. h. halys* є наймолодшою групою не тільки серед комплексу *A. halys*, але також і всього роду. Розселення і формування цього виду проходило, очевидно, в Неогені, оскільки інтенсивне підняття рівнин Середньої Азії проходило в ранньому Міоцені (Флеров і інші., 1974).

Предки *A. saxatilis*, можливо, відійшли від основного стовбура представників комплексу *A. halys* раніше ніж предки останнього проникли на Кавказ. Формування *A. saxatilis* проходило як приклад того, як всі віддаленіші від центру розселення периферійні популяції і їх групи, інтенсивно утворюючись в нових умовах, стають родоначальниками нових видів, причому, розвиток ішов, очевидно, в подібних умовах, що і комплексу *A. halys*, оскільки знайшов своє відображення в паралелізмі в розвитку цієї групи і комплексу *A. halys*.

Другий із вказаних напрямків не спричинив суттєвих змін в морфології щитомордників, оскільки при цьому не відбувалось різкої зміни умов життя. Даний напрямок призвів до утворення комплексу

A. blomhoffii (туди ми відносимо також *A. caliginosus*). Для нього характерна менша кількість практично всіх лічильних ознак в порівнянні з *halys* комплексом. На остеологічному рівні для *A. b. blomhoffii* і *A. b. brevicaudus* із Китаю характерні високий і звужений *chanal* отросток на *palatinum*, високий гребінь у вигляді одинарного виступу на *basiparaspheoid*.

В ході морфологічних досліджень було встановлено, що, за всіма майже лічильними ознаками їх кількість зменшується в ряду: *A. saxatilis* - *A. h. halys* - *A. h. intermedius* - *A. blomhoffii*

Помітна також загальна спрямованість на згладжування великих відростків кісток: хоанальний (*choanal*) відросток на *palatinum*, дорзальне підняття на *dentale*, гребінь на *basiparaspheoid*) в напрямку зі сходу на захід.

Аридизація клімату в еоценову епоху не зачепила південно-східну частину материка, де клімат лишився вологішим (Синицин, 1965). Саме в цій частині континенту живе нині основна частина представників комплексу *A. blomhoffii*. Японські острови ще в Неогені зберегли зв'язки континентом, які втрачалися з часом. Центральна група Японських островів, що заселялись фауною північного Китаю через "Корейський міст", остаточно відділилась від материка тільки в Пліоцені. Таким чином повна ізоляція *A. b. blomhoffii* відбулася порівняно недавно, що зумовлює незначні відмінності цього острівного підвиду від материкових форм, однак ці відмінності більші, ніж відмінності материкових форм одна від одної. Це свідчить про те, що нинішні материкові підвиди *A. blomhoffii* молодші в еволюційному плані, ніж острівний підвид і знаходяться в стадії становлення.

Проникнення предків *Crotalinae* в Ний Світ, очевидно, відбулося в ранньому третичному періоді - в цьому ми згодні з думкою Бредстрема (Brattstrom, 1964). Однак, ми не можемо погодитись з твердженням (Van Devender, Conant in: Gloyd, Conant, 1990) про те, що окремі предкові гілки перетнули Берингійську сушу в пізньому Олігоцені - ранньому Міоцені, а також з висновками Кардонга (Kardong, 1985) про можливу міграцію в середньому Олігоцені, оскільки в кінці раннього Олігоцену відбулося опускання Берингійської суші і "міст" зник (Флєров і ін., 1974). Відомо, що в Неогені виникали контакти Азії і Америки на місці Берингійської суші, але континенталізація клімату, яка вже почалася тоді, навряд чи дозволила б теплолюбним *Crotalinae* використати північний міст для

проникнення на Американський континент.

Підбиваючи підсумок обговоренню еволюції роду *Agkistrodon* (*sensu stricto*), хочеться підкреслити, що недостатність палеонтологічних даних не дає можливості визначити, якою мірою подібність і відмінність в морфології сучасних таксонів є результатом їх філогенетичної близькості, а якою - конвергенції і паралелізмів. Ми вважаємо, що центр походження роду *Agkistrodon* лежить на Південному Сході Азіатського континенту. Саме навколо цього регіону зосереджена найбільша кількість видів роду. Ми також вважаємо, що найдавнішими і найпримітивнішими видами роду є *A.strauchi*, *A.himalayanus*, *A.monticola*, а наймолодшими в еволюційному аспекті - *A.h.halys*.

В И С Н О В К И

1. Види роду *Agkistrodon* (*sensu stricto*) можна точно диференціювати тільки за комплексом ознак.
2. В ході дослідження були встановлені морфологічні ознаки, що дозволяють найточніше розрізнити види і підвиди щитомордників.
3. Серед краниологічних ознак найбільш інформативними виявились: кількість зубів, форма *palatinum*, *occipitale*, *basiparaspheoid*, *entopterigoid*.
4. *A. saxatilis* відтворений як самостійний вид.
5. Результати досліджень дозволили звести види *A.intermedius*, *A.caliginosus* і *A.shedaoensis* в ранг підвидів *A.halys*, *A.blomhoffii* і *A.saxatilis* відповідно. На даний час рід *Agkistrodon* (*sensu stricto*) включає шість палеарктичних видів амій: *A.halys*, *A.blomhoffii*, *A.saxatilis*, *A.strauchi*, *A.himalayanus*, *A.monticola*.
6. Із шести видів роду підвидові форми підтверджені для трьох видів: *A.halys* (*A.h.halys* - Казахстан; *A.h.intermedius* - Південний Сибір, Монголія, Північний Китай; *A.h.caucasicus* - Кавказ, Копет-Дар; *A.h.cognatus* - північ Центрального Китаю; *A.h.stejnegeri* - південний схід Внутрішньої Монголії), *A.blomhoffii* (*A.b.blomhoffii* - Японські острови; *A.b.caliginosus* - Корея; *A.b.ussuriensis* - Росія, Приморський край; *A.b.brevicaudus* - Корея), *A.saxatilis* (*A.s.saxatilis* - Манчжурія, Приморський край; *A.s.shedaoensis* - острів Шедо).
7. Найдавнішими є добре ізольовані високогірні види:

- A. strauchii*, *A. himalayanus*, *A. monticola*.
8. Комплекс підвидів *A. halys* є молодшою гілкою на предковому дереві роду. Підвиди цього комплексу по-різному адаптувалися в сухому кліматі. Серед них найбільш пристосованою є номінативна форма *A. h. halys*, а найменше - *A. h. intermedius* і *A. h. stejneri*. Останні живучи в зоні інтеграції ареалів двох великих видів *A. halys* і *A. blomhoffii*, мають на собі адаптивні риси схожості з обома.
 9. Комплекс підвидів *A. blomhoffii* являє собою іншу, давнішу гілку, розвиток якої йшов шляхом, не пов'язаним з адаптацією в засушливому кліматі.
 10. Гілка *A. saxatilis* за еволюційним просуванням, займає проміжне місце між *A. halys* і *A. blomhoffii*. В еволюції даної групи простежується паралелізм з напрямком розвитку підвидів комплексу *A. halys*.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ РОБІТ ПО ТЕМІ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Fentisova T.A., Tokar A.A. A character analysis of pit vipers, genus *Agkistrodon* (Serpentes: Viperidae) of the USSR fauna. // *Societas Europea Herpetologica, Abstracts*, 19-23 August, 1991, - Budapest, Hungary, - p.29.
2. Fentisova T.A., Tokar A.A. Taxonomy of the Asian Pit Viper *Agkistrodon halys* (Pallas, 1776). // *Asian Herpetological Meeting*, 15-20 July 1992, Huangshan, Anhui, China. - p.33.
3. Fentisova T.A., Tokar A.A. Contribution to *Agkistrodon* (Serpentes) taxonomy. // 7-th Ordinary General Meeting *Societas Europaea Herpetologica*, 15-19 September 1993, Barselona, Spain. - p.66

Підписано до друку 22.02.94. Формат 60x84 1/16. Папір друк.
Офсетний друк. Ум.друк.арк. 1,4. Тираж 50 прим. Зам. 194к.

ВПН ДКНТ, 252171, Київ 171, вул. Горького, 180.

469 509

AB 29.680

AB 29.680