УДК 598.115.12

# К экологии песчаного удавчика *Eryx milliaris* (Reptilia, Boidae) на территории Калмыкии

**Л. А. Неймарк**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН*
*Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33*
*E-mail: Leonid.neymark@gmail.com*

Поступила в редакцию 22.07.2019 г., после доработки 24.10.2019 г., принята 08.11.2019 г.

Приводятся данные по биотопическому распределению, численности и температурным предпочтениям песчаного удавчика в Калмыкии. Также анализируется влияние биоклиматических показателей на распространение этого вида с помощью моделирования в программе Maxent. Для анализа используются 2 модели, построенные по 19 стандартным биоклиматическим показателям и по сокращённому списку после удаления скоррелированных переменных. Температура тела песчаного удавчика варьировала от 12 до 33°С. Численность песчаного удавчика в Калмыкии остаётся достаточно высокой, достигая 2 особ. / га на песчаных барханах Черноземельского района. Не выявлено существенных изменений в распространении песчаного удавчика на территории Калмыкии по сравнению с данными В. А. Киреева и М. К. Ждоковой 1970-х и 2000-х гг. Учитывая изменения в распределении биотопов полупустынь, в частности значительное сокращение площади открытых песков в этот период, можна говорить о большей биотопической пластичности этого вида, чем обычно считается, и большей зависимости его распространения от климатических факторов, чем от количества барханных песков. Это предположение подтверждается находками особей этого вида в остепнённых местообитаниях на расстоянии нескольких десятков километров от ближайших барханов. Наиболее благоприятные климатические условия для обитания песчаного удавчика по результатам моделирования в программе Maxent находятся в Лаганском и южной половине Черноземельского района Калмыкии, что совпадает с местами наибольшей численности этого вида. По результатам моделирования наибольшее влияние на его распространение оказали количество зимних осадков и температуры самой тёплой четверти года

**Ключевые слова**: *Eryx milliaris,* Maxent, экология, распространение, Калмыкия.

DOI: https://doi.org/10.18500/1814-6090-2020-20-1-2-43-52

## ВВЕДЕНИЕ

Выделяют два подвида песчаного удавчика, на большей части ареала к востоку от р. Волга обитает номинативный подвид *E. m. milliaris*, а в западной части ареала, в Калмыкии, Дагестане, Чечне и Ставропольском крае, обитает *E. m. nogajorum*, отличающийся более тёмной окраской (Ананьева и др., 2004). На территории Калмыкии расположена самая северная популяция этого подвида, чётко ограниченная водными преградами от остальных популяций – реками Волга и Кума с востока и запада и Каспийским морем с юга. Изучение экологии вида на периферии его ареала имеет большое значение, так как помогает выявить факторы, ограничивающие его распространение, и предсказать влияние на него различных изменений окружающей среды. Кроме того, начиная с 1990-х гг. в пустынных биоценозах юга Калмыкии произошли заметные изменения, обусловленные закреплением открытых песков в северном Прикаспии в связи с уменьшением пастбищной нагрузки (Неронов, 2002). Особенно сильное влияние подобное изменение биоценозов может оказывать на пустынные виды пресмыкающихся. В частности, рассматриваемый вид – песчаный удавчик – на большей части ареала привержен именно открытым пескам.

Помимо динамики растительности для понимания формирования ареалов пустынных пресмыкающихся важна оценка влияния климатических факторов, особенно принципиальных для эктотермных животных (Buckley et al., 2012).

Целью настоящей статьи было дополнить сведения о экологии песчаного удавчика в Калмыкии и выявить степень влияния климатических факторов и изменения биоценозов на распространение и состояние популяций этого вида.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал по распространению песчаного удавчика был собран с мая по сентябрь 2011, 2013, 2014 и 2015 гг. на территории Черноземельского, Яшкульского, Лаганского и Юстинского районов Калмыкии. Координаты находок песчаного удавчика фиксировались с помощью GPS навигатора. Данные по температурным предпочтениям были собраны в 2013 – 2015 гг. Маршрутные учёты проводились в мае и июне 2013 и 2015 гг. на террито-

© Неймарк Л. А., 2020

рии Черноземельского, Яшкульского, Лаганского и Юстинского районов Калмыкии. Координаты находок песчаного удавчика фиксировались с помощью GPS навигатора. Данные по температурным предпочтениям были собраны в 2013 – 2015 гг. Маршрутные учёты проводились в мае и июне 2013 и 2015 гг. на территории крупного бархана в 7 км на запад от пос. Комсомольский.

Для оценки численности был разработан метод учёта удавчика по следам. За основу был взят маршрутный учёт с неограниченной шириной учётной полосы. Для расчёта плотности использовалась формула

$$D = \frac{n}{2LB},$$

где $D$ – число особей на единицу площади, $n$ – количество встреченных особей, $L$ – длина маршрута, $B$ – эффективная ширина учётной полосы. $B$ рассчитывалась по формуле $B = 1.57\bar{y}$, где $\bar{y}$ – среднее арифметическое перпендикулярных расстояний обнаружения. Относительная статистическая ошибка рассчитывалась по формуле

$$e(D) = \frac{1.25}{\sqrt{n}}$$

(Челинцев 1996; Бондаренко, Челинцев, 1996). Маршрут прокладывался по территории с песчаным грунтом. В случае нахождения следов песчаного удавчика они прослеживались до места обнаружения самого животного, после чего измерялось перпендикулярное расстояние до линии маршрута. Следы удавчиков, которых не удалось найти, не учитывались, чтобы избежать повторного учёта одной и той же особи.

Температура тела змей измерялась на спинной и брюшной стороне, а также в клоаке с точностью до градуса. Для измерения температуры поверхности тела пресмыкающихся и грунта использовался инфракрасный пирометр DT 811 («CEM», Китай). Для измерения температуры тела в клоаке и температуры воздуха применялся цифровой мультиметр DT 838 («Ресанта», Китай). Промеры температуры были сделаны у 65 особей.

Для выявления наиболее важных для формирования ареала песчаного удавчика климатических показателей использовались модели их распространения, построенные методом максимальной энтропии в программе Maxent версии 3.3.3, являющаяся одной из наиболее эффективных программ для построения карт потенциального распространения (Ананьева, Голынский, 2013). Помимо данных по Калмыкии для построения моделей использовались литературные данные по распространению песчаного удавчика. Для анализа использовалось 19 биоклиматических показателей (табл. 1), взятых из базы данных Worldclim (Hijmans et al., 2018). Используемые слои имели разрешение 30 с. Для обрезки слоёв использовалась программа QGIS 3.4.4. Соответственно, при использовании литературных данных по распространению песчаного удавчика использовались только источники, позволявшие определить координаты находок с точностью до 1 км (Киреев 1983; Ждокова, 2003; Дуйсебаева, 2005; Сараев, Пестов, 2010; Пестов и др., 2011). Для построения модели использовалось 47 точек из Калмыкии, Дагестана, Астраханской области, Казахстана и Узбекистана. Последующая обработка карты производилась с помощью програм Diva – Gis.

Для определения значимости каждого биоклиматического показателя использовались процентный анализ вклада показателей при построении модели (Analysis of variable contributions), важность при пермутации, показывающая реакцию модели на случайное изменение каждой переменной, и тест Jackknife, определяющий соответствие модели имеющимся данным при использовании каждого показателя по отдельности и всех показателей за исключением тестируемого. Последние 2 метода оценки важности показателей для вида более надёжны, так как не зависят от конкретного алгоритма при построении модели в отличие от процентного вклада показателей (Steven, 2009).

Также проводился анализ отклика модели на изменение каждого отдельного показателя при сохранении средних значений остальных (response curves), что позволило оценить, какие значения важных для построения модели показателей наиболее благоприятны для вида. Для оценки точности модели применялась случайная разбивка данных на обучающую и тестовую выборки, для тестирования модели отбиралось 25% точек.

Для определения степени коррелированности переменных в местах обитания песчаного удавчика числовые значения были извлечены в программе QGIS 3.4.4. Затем был вычислен коэффициент корреляции Спирмана в программе Statistica. Переменные считались коррелированными, если модуль коэффициента Спирмана был больше 0.8. После исключения скоррелированных

**Таблица 1.** Биоклиматические параметры, использованные для построения моделей Maxent
**Table 1.** Bioclimatic variables used for our Maxent modeling

| Шифр | Описание |
|---|---|
| BIO1 | Среднегодовая температура (Annual average temperature) |
| BIO2 | Средняя суточная разница температур (минимальная температура – максимальная температура) (Annual daily temperature difference (minimal temperature – maximal temperature)) |
| BIO3 | Изотермальность (Isothermal parameter) (BIO2/BIO7)(*100) |
| BIO4 | Температурная сезонность (стандартная девиация *100) (Temperature seasonality (standard deviation * 100)) |
| BIO5 | Максимальная температура самого теплого месяца (Maximum temperature of the warmest month) |
| BIO6 | Минимальная температура самого холодного месяца (Minimum temperature of the coldest month) |
| BIO7 | Годовой размах температур (BIO5 – BIO6) (Annual temperature scale (BIO5–BIO6)) |
| BIO8 | Средняя температура самой влажной четверти года (Average temperature of the wettest quarter of the year) |
| BIO9 | Средняя температура самой сухой четверти года (Average temperature of the driest quarter of the year) |
| BIO10 | Средняя температура самой теплой четверти года (Average temperature of the warmest quarter of the year) |
| BIO11 | Средняя температура самой холодной четверти года (Average temperature of the coldest quarter of the year) |
| BIO12 | Среднегодовые осадки (Average annual precipitation) |
| BIO13 | Осадки самого влажного месяца (Precipitation of the wettest month) |
| BIO14 | Осадки самого сухого месяца (Precipitation of the driest month) |
| BIO15 | Сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации) (Seasonality of precipitation (coefficient of variation)) |
| BIO16 | Осадки самой влажной четверти года (Precipitation of the wettest quarter of the year) |
| BIO17 | Осадки самой сухой четверти года (Precipitation of the driest quarter of the year) |
| BIO18 | Осадки самой теплой четверти года (Precipitation of warmest quarter of the year) |
| BIO19 | Осадки самой холодной четверти года (Precipitation of the coldest quarter of the year) |

переменных остальные операции были повторены с моделью, построенной на сокращённом количестве переменных. При интерпретации результатов использовались обе модели, так как неизвестно, какая именно из скоррелированных переменных более важна для изучаемого вида.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В южной части Калмыкии песчаный удавчик распространён практически повсеместно. Он населяет барханные и полузакреплённые пески, бэровские бугры (поросшие джузгуном (*Calligonum aphyllum*) и тамариксом (*Tamarix* sp.) песчаные холмы) и полыннозлаковую степь (Киреев, 1983). В настоящем исследовании песчаного удавчика удалось обнаружить во всех этих биотопах, а также в разнотравнозлаковой степи с полным отсутствием песчаных участков. Например, на территории заповедника «Чёрные земли» в июле 2011 и 2013 гг. его удавалось обнаружить недалеко от кордона «ацан Худук», в 15 км от ближайших рыхлых песчаных почв и 40 км от ближайших барханных песков. В 1980-х гг. в этих местах было больше незакреплённых песков, заросших после возникновения заповедника и запрета выпаса скота, поэтому можно было предположить, что найденные особи остались на месте существовавших ранее песчаных участков. Однако в закрепленной степи встречаются не только взрослые, но и молодые особи, что говорит о существовании в этих местах самовоспроизводящихся популяций, а не единичных особей.

Распространение песчаного удавчика на территории Калмыкии не претерпело значимых изменений, его удалось обнаружить практически во всех точках, указанных ранее (Киреев, 1983; Ждокова, 2003). Не был обнаружен песчаный удавчик вблизи пос. Чомпот и Татал, где он был обнаружен В. А. Киреевым. Однако, учитывая сложность обнаружения этих скрытных змей вне открытых песков и наличие находок на 30 км южнее между пос. Чомпот и Бергин, это вряд ли говорит о смещении северной границы ареала.

Наибольшее количество данных по численности песчаного удавчика удалось получить в окрестностях пос. Комсомольский. На массиве барханных песков в 7 км к северу от посёлка неоднократно проводились учёты в мае и июне. В мае после выхода из зимовок удавчики более активны, что позволяет сократить недоучёт, практически неизбежный при маршрутных учётах змей. Средний результат учётов в мае составил 1.9 особ. / га.

В июне 2015 г. средний результат составил 1.1 особ. / га, т. е. минимальный недоучёт составил примерно 1.6 раза. При этом эффективная ширина учётной полосы в июне была больше, что говорит о больших расстояниях, преодолеваемых змеями за ночь (табл. 2).

Большинство исследователей отмечают максимальную численность песчаного удавчика на кромке открытых и полузакреплённых песков (Ждокова и др., 2002; Киреев, 1983). По нашим наблюдениям, почти все особи, встречающиеся на кромке песков, неполовозрелые. Вероятно, их привлекает высокая плотность быстрой ящурки и круглоголовки вертихвостки, служащих им добычей. Большая часть обнаруженных при учетах особей находились под слоем песка, только 20 – 25% активно перемещалась по поверхности. При этом и на открытых песках около пос. Комсомольский и в опустыненных степях различной степени закреплённости вблизи пос. Улан Хол и Артезиан удавалось обнаружить 1-2 активных особи на км маршрута. Несмотря на отсутствие возможности определить точную численность песчаного удавчика маршрутными учетами за пределами открытых песков, это позволят предположить, что его численность в закреплённых песках остаётся достаточно высокой. На севере области распространения в Калмыкии около пос. Бергин этот вид встречался гораздо реже. По данным М. К. Ждоковой (2003), численность песчаного удавчика в песках Черноземельской низменности может достигать 10-11 особ. / га, при средних значениях 2-3 особ. / га. Это может говорить о падении численности песчаного удавчика в последнее десятилетие. Также различия частично могут объясняться разницей в методиках учета, так как М. К. Ждоковой применялись маршрутные учёты с фиксированной шириной учётной полосы, равной 2 м.

Хотя у змей температура разных частей тела может заметно различаться, например, у обыкновенной гадюки разница может достигать 3°С (Литвинов, Ганщук, 2007), для песчаного удавчика это оказалось не характерно. Расхождение между температурой на поверхности тела и в клоаке не превышало 1°С. Вероятно, это связано с меньшими возможностями терморегуляции в ночное время, а также меньшей активностью этого вида.

Наибольшая активность песчаного удавчика наблюдается в ночное время, начиная с 21:00. Продолжительность периода активности зависит от температуры воздуха и грунта. В мае активные особи наблюдаются до 23:00, при падении температуры ниже 12°С активность прекращается. В июне, после установления ночных температур выше 20°С, активные особи попадаются в течение большей части ночи, вплоть до 1:30. Наибольшая активность была отмечена при температуре 25 – 28°С. Это практически соответствует оптимальной температуре тела для этого вида – 25.9 – 28.8°С (Литвинов, 2008). При меньшей температуре воздуха и грунта время от времени удавчики закапываются в нижние слои песка, долго сохраняющие тепло. Когда они выходят на поверхность, их температура тела может быть до 7 градусов теплее поверхности грунта. С 20:00 до 21:00 перед началом активности удавчики нередко прогреваются у выхода из нор, где температура в это время значительно выше, чем на поверхности. В норах суточный минимум температур достигается на 4-5 ч позже, чем на поверхности, что активно используют различные пустынные рептилии при терморегуляции (Черлин, Музыченко, 1983).

Также были найдены особи, выходящие на поверхность в дневное время, причём не только весной, но и в течение всего лета. При этом была зарегистрирована максимальная температура тела 33°С. Судя по всему дневной прогрев необходим этому виду для достижения оптимальной температуры тела для осуществления метаболических процессов. При содержании в неволе удавчики обычно осуществляют дневной баскинг после кормления.

Окраска тела песчаного удавчика на территории Калмыкии заметно варьирует. Можно выделить 3 основных типа окраски, частота встречаемости которых различается в разных частях популяции. Наиболее распространены особи со светло-коричневым фоном на спине и боках, на котором видны более тёмные пятна, расположенные в шахматном порядке. Оттенок фона и пятен может различаться, при продвижении с запада на восток он становится всё более зеленоватым. Затем встречаются особи равномерно коричневого цвета за исключением более светлоокрашенных брюшных

**Таблица 2.** Результаты маршрутных учетов песчаного удавчика вблизи пос. Комсомольский
**Table 2.** Route census results for the desert sand boa near the Komsomolskii village

| Время проведения учётов | Кол-во особей, *n* | Длина маршрутов, км | Плотность, особ./га | Эффективная ширина учётной полосы, м | Относительная статистическая ошибка, *e*(*D*), % |
|---|---|---|---|---|---|
| Май 2013 г. | 40 | 8 | 1.87 | 8.5 | 19.7 |
| Июнь 2015 г. | 31 | 9 | 1.08 | 10.2 | 22.4 |

**Таблица 3.** Кадастр точек обнаружения песчаного удавчика в Калмыкии
**Table 3.** Cadastre of the detection points of the desert sand boa in Kalmykia

| Широта | Долгота | Описание | Источник |
|---|---|---|---|
| 45.299479 | 45.948446 | 8 км З пос. Комсомольский | Сборы автора |
| 46.264359 | 46.259012 | 7 км ЮЗ пос. Хулхута | Сборы автора |
| 45.006177 | 46.653781 | Пос. Артезиан | Ждокова, 2003 |
| 44.903680 | 46.638492 | 5 км С пос. Артезиан | Сборы автора |
| 44.898740 | 46.611187 | Берег р. Кума | Сборы автора |
| 44.860531 | 46.689561 | Берег р. Кума | Сборы автора |
| 44.978385 | 46.093757 | Пос. Кумской | Ждокова, 2003 |
| 46.070395 | 46.301733 | Ацан Худук | Сборы автора |
| 45.459855 | 46.831323 | Улан Хол | Ждокова, 2003 |
| 45.387717 | 46.862007 | 5 км Ю Улан Хол | Сборы автора |
| 45.247746 | 45.849751 | Пос. Прикумский | Сборы автора |
| 46.379438 | 46.016652 | Пос. Утта | Ждокова, 2003 |
| 46.323675 | 46.378976 | Пос Хулхута | Ждокова, 2003 |
| 46.549269 | 46.758895 | Пос. Смушковое | Ждокова, 2003 |
| 44.964043 | 46.367544 | Светлый ерик | Кирев, 1983 |
| 46.862207 | 46.254518 | Пос. Эрдниевский | Кирев, 1983 |
| 46.069725 | 46.424840 | 10 км В Ацан Худук | Сборы автора |
| 47.332812 | 46.445398 | Чомпот | Киреев, 1983 |
| 47.301916 | 46.278336 | Татал | Киреев, 1983 |

щитков. Кроме того, нередки полные или неполные меланисты, большое количество которых считается одним из отличий данного подвида от номинативного (Ананьева и др., 2004, Туниев и др., 2009). Также заметное количество меланистов встречается в популяциях песчаного удавчика на территории Казахстана (Пестов и др., 2011). Кроме того, меланисты были обнаружены вблизи г. Кульсары (Сараев, Пестов, 2010). Количество меланистов на территории Калмыкии резко возрастает ближе к западной границе области распространения популяции. Около р. Кума они составляют половину встречающихся особей, тогда как восточнее их доля не превышает 5%.

Это является косвенным подтверждением термоадаптивного значения тёмной окраски у песчаного удавчика, как предполагалось (Ждокова, Шляхтин, 2002). Ночные температуры поверхности грунта и нижних слоёв воздуха вдоль реки на 2-3 градуса ниже, чем на расстоянии нескольких километров от неё, что может обусловливать необходимость более быстрого дневного прогрева.

По результатам моделирования в программе Maxent наиболее благоприятные территории для обитания песчаного удавчика находятся на юге Черноземельского и в Лаганском районах, где автором была отмечена высокая численность при учётах (рис. 1).

Наибольший вклад в построение модели внесли осадки самого сухого месяца (bio 14) и средняя дневная разница температур (bio 2). Наибольшее значение по результатам пермутации оказали такие факторы, как осадки самой холодной четверти года (bio 19), средняя температура самой холодной четверти года (bio 11) и осадки самой сухой четверти года (bio 17) (табл. 4). Наименьшее количество осадков в южной части Калмыкии выпадает с января по март (Climat data, 2018).

Результаты теста Jackknife показали, что наибольшей предсказательной силой обладают модели, построенные на основе средней суточной разницы температур (bio 2), изотермальность (bio 3), осадки самого сухого месяца (bio 14) и сезонность выпадения осадков (bio 15) (рис. 2). Наименьшее количество осадков на юге Калмыкии выпадает в январе.

Средняя температура самой холодной четверти года (bio 11) скоррелирована с изотермальностью (bio 3). Осадки самого сухого месяца (bio 14) скорелированы с осадками самой сухой четверти года (bio 17) и осадками самой холодной четверти года (bio 19). В свою очередь, показатели bio 17 и bio 19 скорелированы между собой, так как характеризуют количество зимних осадков в данном регионе.

После исключения скоррелированных переменных осталось 7: bio1, bio2, bio8, bio9, bio10, bio13 и bio15.

Модель, построенная по сокращенному списку биоклиматических показателей после исключения скоррелированных переменных, показала ненамного меньшую достоверность, чем модель по полному списку. Средняя AUC первой модели составила 0.988, второй – 0.985. Карта веро-

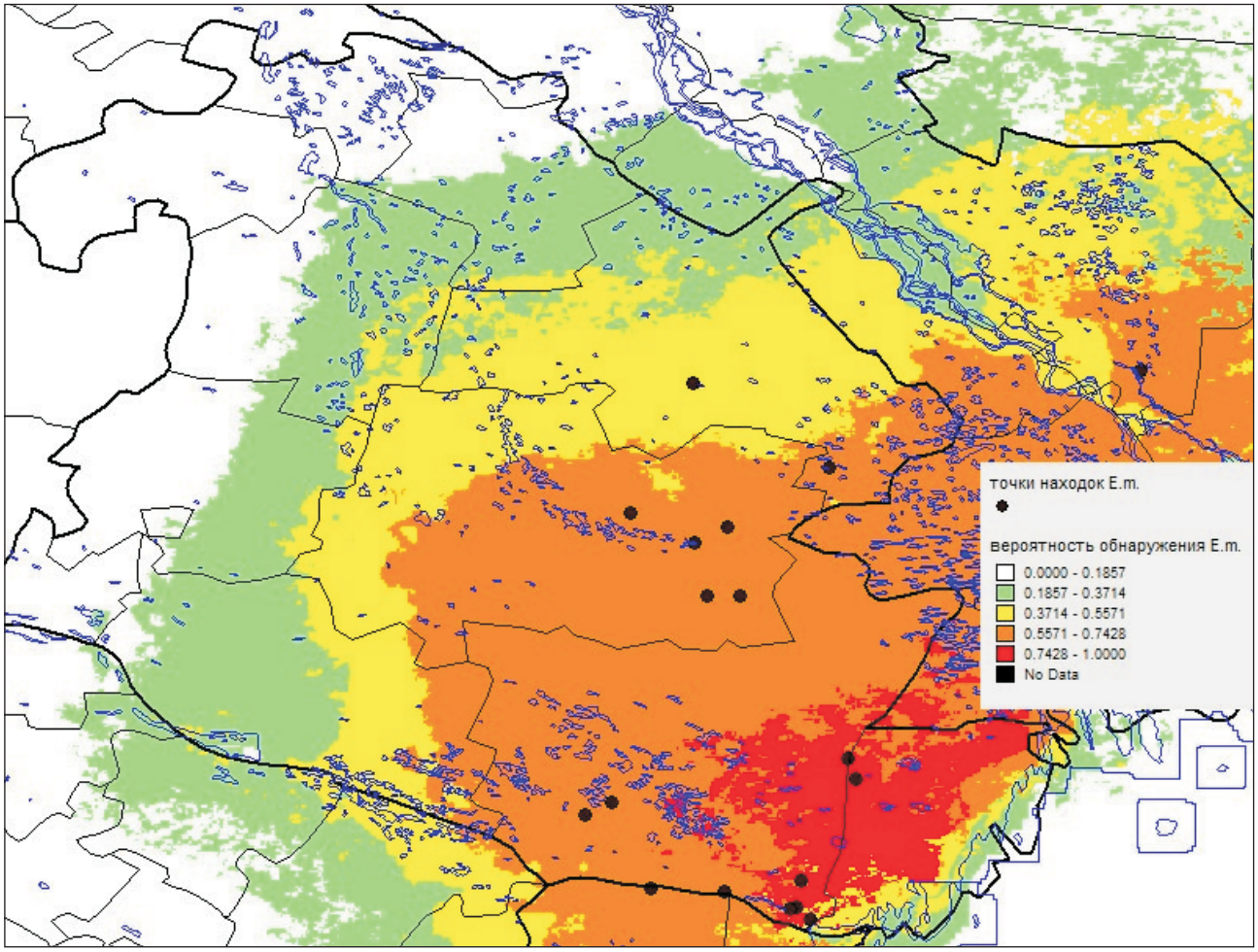


**Рис. 1.** Вероятность обнаружения песчаного удавчика в Калмыкии по результатам моделирования в Maxent
**Fig. 1.** Occurrence probability of the desert sand boa in Kalmykia according to our Maxent modeling

**Таблица 4.** Значимость биоклиматических переменных для модели распространения песчаного удавчика
**Table 4.** Significance of bioclimatic variables for our Maxent model of the desert sand boa range

| Переменная | Модель по всем переменным | | Модель по нескоррелированным переменным | |
|---|---|---|---|---|
| | % вклад | Пермутация | % вклад | Пермутация |
| bio14 | 30 | 0 | – | – |
| bio2 | 15 | 4.4 | 30.2 | 30 |
| bio13 | 11.2 | 0 | 28 | 5 |
| bio8 | 10.5 | 7.6 | 9.9 | 6.5 |
| bio19 | 9 | 28.6 | – | – |
| bio16 | 6.5 | 0 | – | – |
| bio6 | 4.5 | 0 | – | – |
| bio4 | 4.4 | 0.3 | – | – |
| bio9 | 3.8 | 1.9 | 2.3 | 0.2 |
| bio11 | 3 | 23.8 | – | – |
| bio17 | 0.8 | 20.9 | – | – |
| bio15 | 0.5 | 0 | 8.4 | 9.9 |
| bio3 | 0.4 | 3.3 | | |
| bio10 | 0.3 | 6.7 | 7.9 | 40.4 |
| bio12 | 0.1 | 0.4 | – | – |
| bio18 | 0 | 0 | – | – |
| bio1 | 0 | 2.1 | 13.2 | 8 |
| bio7 | 0 | 0 | – | – |
| bio5 | 0 | 0 | – | – |

ятности встреч песчаного удавчика во второй модели практически не отличалась от первой, лишь немного дальше распространяя область наиболее вероятных встреч вдоль р. Кума на северо-запад. После исключения скоррелированных переменных по результатам теста jackknife и пермутации наиболее важным показателем стала температура самой теплой четверти года (bio 10) (рис. 3).

По результатам оценки процентного вклада в построение модели и пермутации значимыми также оказалась средняя суточная разница температур (bio 2). Высокий процентный вклад показало количество осадков самого влажного месяца (bio 13) (см. табл. 4). Однако, поскольку другие методы оценки важности переменных не выявили значимости этого показателя, можно предположить, что его боль-

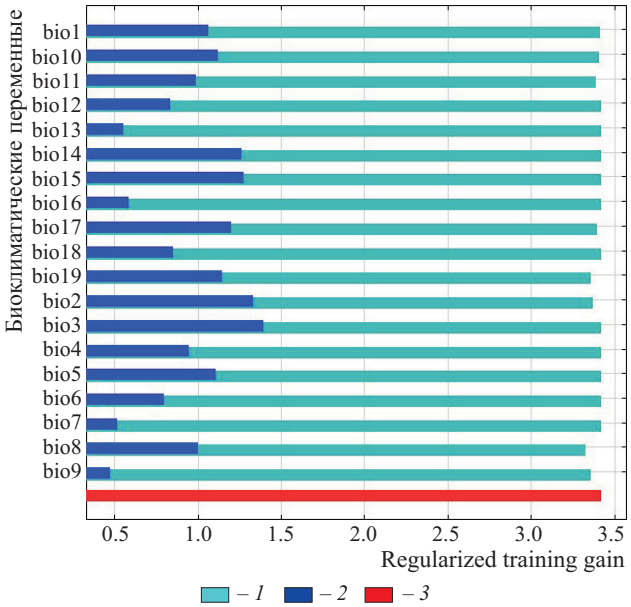


**Рис. 2.** Результаты теста jackknife для определения вклада биоклиматических переменных при построении модели в Maxent: *1* – без переменной, *2* – по единственной переменной, *3* – по всем переменным

**Fig. 2.** Results of a jackknife test to estimate the contribution of bioclimatic variable for building a Maxent model: *1* – with no variable, *2* – by a single variable, and *3* – by all variables

шой процентный вклад связан с путем построения данной модели, а не с его реальным влиянием на распространение изучаемого вида.

Отклик моделей на изменение переменных (response curves) показал, что наиболее благоприятными условиями для песчаного удавчика является наименьшее количество зимних осадков (bio 14, bio17 и bio19) и высокие летние температуры

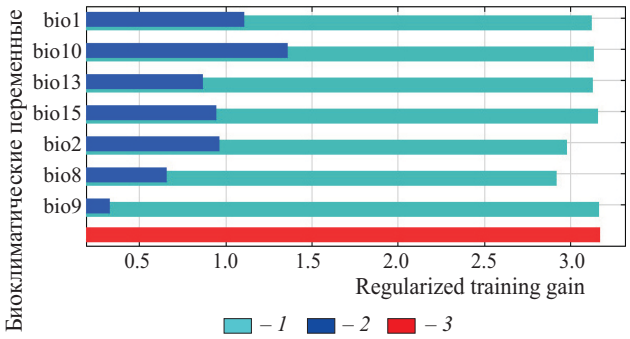


**Рис. 3.** Результаты теста jackknife для определения вклада биоклиматических переменных без скоррелированных переменных: *1* – без переменной, *2* – по единственной переменной, *3* – по всем переменным

**Fig. 3.** Results of a jackknife test to estimate the contribution of bioclimatic variables without correlated variables: *1* – with no variable, *2* – by a single variable, and *3* – by all variables

(bio 10). При этом изотермальность предпочтительна ниже средней, а предпочитаемый перепад суточных температур близок к среднему по исследуемой области (рис. 4).

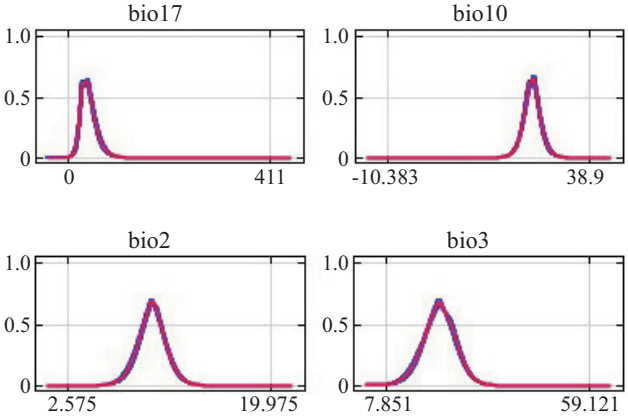


**Рис. 4.** Отклик моделей на изменение наиболее значимых переменных (response curves)

**Fig. 4.** Response curves for changes in the most important variables

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наиболее благоприятными местообитаниями для песчаного удавчика в Калмыкии являются песчаные полупустыни различной степени закреплённости на юге Черноземельского и в Лаганском районе. Плотность этого вида в подходящих местообитаниях составляет около 2 особ./га.

Как и для многих ночных и сумеречных змей, для песчаного удавчика характерен довольно широкий разброс температур, при которых он может проявлять активность. Температура тела активных особей колеблется в пределах от 12 до 33°С.

Распространение песчаного удавчика на территории Калмыкии не претерпевает значительных изменений, несмотря на сокращение площади открытых песков, представляющих его обычные местообитания. Основными факторами, ограничивающими его распространение, по всей видимости, являются особенности климата, а не степень опустыненности степей. Песчаный удавчик предпочитает местообитания с высокими летними температурами и малым количеством зимних осадков. Популяция песчаного удавчика в Калмыкии находится на севере ареала вида, что может быть причиной повышенной встречаемости меланизма (Ждокова, Шляхтин, 2002). Косвенным подтверждением этого предположения может быть большая доля меланистов вдоль р. Кума, где несколько ниже ночные температуры.

**Благодарности**

Автор выражает благодарность директору биосферного заповедника «Чёрные земли» В. С. Бадмаеву, его сотрудникам и сотруднику Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН А. В. Куваеву за оказанную помощь в проведении экспедиции; А. В. Горячеву за помощь в сборе материала; а также сотрудникам Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН В. Г. Петросяну и Ю. Ю. Дгебуадзе за консультации по обработке материала и написанию статьи.

*Работа была выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН № 41 «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России».*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Ананьева Н. Б.*, *Орлов Н. Л.*, *Халиков Р. Г.*, *Даревский И. С.*, *Рябов С. А.*, *Барабанов А. В.* 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус) / Зоол. ин-т РАН. СПб. 232 с.

*Ананьева Н. Б.*, *Голынский Е. А.* 2013. Анализ распространения горной кольцехвостой туркестанской агамы *Paralaudakia lehmanni* (Nikolsky, 1896) : использование программы Максент // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 317, № 4. С. 426 – 437.

*Бондаренко Д. А.*, *Челинцев Н. Г.* 1996. Сравнительная оценка различных способов маршрутного учёта пустынных пресмыкающихся // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 101, вып. 3. С. 26 – 35.

*Дуйсебаева Т. Н.* 2005. Новые находки амфибий и рептилий в Приаралье и сопредельных районах Казахстана // Selevinia. С. 49 – 56.

*Ждокова М. К.* 2003. Эколого-морфологический анализ фауны амфибий и рептилий Калмыкии : дис. … канд. биол. наук. Саратов. 284 с.

*Ждокова М. К.*, *Шляхтин Г. В.* 2002. Меланизм в популяциях песчаного удавчика и степной гадюки на территории Калмыкии // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения. Саратов : Научная книга. Вып 5. С. 50.

*Ждокова М. К.*, *Шляхтин Г. В.*, *Завьялов Е. В.* 2002. Герпетофауна Калмыкии : видовой состав, относительная численность, внутривековая динамика распространения // Поволж. экол. журн. № 2. С. 158 – 162.

*Киреев В. А.* 1983. Земноводные и пресмыкающиеся. Элиста : Калмыцкое кн. изд-во. 112 с.

*Литвинов Н. А.* 2008. Температура тела и микроклиматические условия обитания рептилий Волжского бассейна // Зоол. журн. Т. 87, № 1. С. 62 – 74.

*Литвинов Н.А.*, *Ганщук С.В.* 2007. Термобиология обыкновенной гадюки (*Vipera berus*, reptilia, serpentes) в Волжском бассейне // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 9, № 4. С. 950 – 957.

*Неронов В. В.* 2002. Динамика растительности и населения грызунов на юге Калмыкии в изменяющихся условиях среды : дис. … канд. биол. наук. М. 244 с.

*Пестов М. В.*, *Сараев Ф. А.*, *Агеев В. С.* 2011. Новые находки рептилий в северном Прикаспии (Республика Казахстан) // Современная герпетология. Т. 11, вып 3/4. С. 192 – 195.

*Туниев Б. С.*, *Орлов Н. Л.*, *Ананьева Н. Б.*, *Агасян А. Л.* 2009. Змеи Кавказа : таксономическое разнообразие, распространение, охрана. М. : Т-во науч. изд. КМК. 223 с.

*Сараев В. А.*, *Пестов М. В.* 2010. К кадастру рептилий Северного и Северо-восточного Прикаспия // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы : АСБК – СОПК. С. 172 – 191.

*Челинцев Н. Г.* 1996. Математические основы маршрутного учёта пресмыкающихся. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 101, вып. 2. С. 38 – 48.

*Черлин В. А.*, *Музыченко И. В.* 1983. Использование нор в терморегуляции рептилий // Прикладная этология : материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. М. : Наука. Т. 3. С. 172 – 174.

*Buckley L. B.*, *Hurlbert A. H.*, *Jetz W.* 2012. Broadscale Ecological Implications of Ectothermy and Endothermy in Changing Environments // Global Ecology and Biogeography. Vol. 21, iss. 9. P. 873 – 885.

Climate Data for Cities Worldwide. 2018. Available at: http://www.climate-data.org (accessed 19 November 2018).

*Hijmans R. J.*, *Cameron S.*, *Parra J.* 2018. WorldClim, Version 2.0. Berkeley : University of California. Available at: http://www.worldclim.org (accessed 29 January 2019).

*Phillips S. J.* 2009. A Brief Tutorial on Maxent // Lessons in Conservation. Vol. 3. P. 108 – 135.

**Образец для цитирования:**

*Неймарк Л. А.* 2020. К экологии песчаного удавчика *Eryx milliaris* (Reptilia, Boidae) на территории Калмыкии // Современная герпетология. Т. 20, вып. 1/2. С. 43 – 52. DOI: https://doi.org/10.18500/1814-6090-2020-20-1-2-43-52

**On the Ecology of the Desert Sand Boa**
***Eryx milliaris* (Reptilia, Boidae) in Kalmykia**

**Leonid A. Neymark,** *https://orcid.org/0000-0002-8899-2248*; *Leonid.neymark@gmail.com*

*A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution*, *Russian Academy of Sciences*
*33 Leninsky Prosp.*, *Moscow 119071*, *Russia*

Received 22 July 2019, revised 24 October 2019, accepted 8 November 2019

The paper contains data on the inhabitation, abundance and temperature selectiveness of the desert sand boa in Kalmykia. Bioclimatic variables influencing its range are also analyzed by modeling with the Maxent software. Two models were used in our analysis, built on 19 standard bioclimatic variables and on a shortlist after the removal of correlated variables. The body temperature of the desert sand boa varied from 12 to 33°C. Its population level stays rather high in Kalmykia, up to two specimen per ha on sand hills of the Chernozemelskiy district. The sand boa range in Kalmykia has not changed much as compared with the data gathered by V. A. Kireyev and M. K. Zhdokova in the 1970s and 2000s, respectively. Taking into account changes in the semidesert biotope distribution, in particular, the significant reduction of the area of blown sands during this period, this could evidence a higher biotopical plasticity of the species as it was commonly thought and a stronger dependence of its distribution on climatic factors than on the amount of sand dunes. This hypothesis is confirmed by some desert sand boa occurrence in steppe regions which are several tens of kilometers far from the nearest sand dunes. According to the Maxent modeling, the best climatic conditions for this species are in the Laganskiy district and the southern part of the Chernozemelskiy disctrict of Kalmykia, which coincides with the areas mostly inhabited by sand boas. By the modeling results, the winter precipitation and the temperature of the warmest quarter of the year most strongly influenced its distribution.
**Keywords**: *Eryx milliaris*, Maxent, ecology, areal, Kalmykia.

DOI: https://doi.org/10.18500/1814-6090-2020-20-1-2-43-52

This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution 4.0 License

**Acknowledgements**: This work was supported by the Presidium of the Russian Academy of Sciences No. 41 “Biodiversity of Natural Systems and Biological Resources of Russia”.

## REFERENCES

Ananjeva N. B., Orlov N. L., Khalikov R. G., Darevsky I. S., Ryabov S. A., Barabanov A. V. *Colored Atlas of the Reptiles of the North Eurasia* (*Taxonomic Diversity*, *Distribution*, *Conservation Status*). St. Petersburg, Zool. Institute of RAS Publ., 2004. 232 p. (in Russian).

Ananyeva N. B., Golynsky E. A. The Distribution of *Paralaudakia lehmanni:* Analysis in the Maxent Program. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, 2013, vol. 317, no. 4, pp. 426–437 (in Russian).

Bondarenko D. A., Chelintsev N. G. A Comparative Estimation of Different Methods of the Line Transect Census of Desert Reptiles. *Bull. of Moscow Society of Naturalists*. *Biological Ser.*, 1996, vol. 101, iss. 3, pp. 26–35 (in Russian).

Dujsebayeva T. N. New Data on Distribution of Amphibians and Reptiles in the Aral Sea Basin and Surrounding Areas of Kazakhstan. *Selevinia*, 2004, pp. 49–56 (in Russian).

Zhdokova M. K. *Ekologo-morfologicheskii analiz fauny amfibii i reptilii Kalmykii* [Ecological and Morphological Analysis of Amphibian and Reptile fauna of Kalmykia]. Diss. Cand. Sci. (Biol.) Saratov, 2003. 284 p. (in Russian).

Zhdokova M. K., Shlyakhtin G. V. Melanism in Populations of Desert Sand Boa and Steppe Viper in Kalmykia. *Voprosy biologii*, *ekologii*, *khimii i metodiki obucheniia*, 2002, iss. 5, pp. 50 (in Russian).

Zhdokova M. K., Shlyakhtin G. V., Zavialov Y. V. Herpetofauna of Kalmykia: Species Composition, Relative Abundance, Intercentenery Dynamics of Distribution. *Povolzhskiy J. of Ecology*, 2002, iss. 2, pp. 158–162 (in Russian).

Kireev V. A. *Zemnovodnye i presmykaiushchiesia* [Amphibians and Reptiles]. Elista, Kalmytskoe knizhnoe izdatel'stvo, 1983. 112 p. (in Russian).

Litvinov N. A. Body Temperature and Microclimatic Conditions of Dwelling of Reptiles of the Volga

Basin. *Zoologicheskii zhurnal*, 2008, vol. 87, no. 1, pp. 62–74 (In Russian).

Litvinov N. A., Ganshchuk S. V. Thermobiology of the Common (*Vipera berus*, Reptilia, Serpentes) Viper in the Volga Basin. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2007, vol. 9, no. 4, pp. 950–957 (in Russian).

Neronov V. V. *Dinamika rastitel'nosti i naseleniia gryzunov na iuge Kalmykii v izmeniaiushchikhsia usloviiakh sredy* [Flora and Rodents Population Dynamics in Conditions of Environment Changes in Southern Kalmykia]. Diss. Cand. Sci. (Biol.). Moscow, 2002. 244 p (in Russian).

Pestov M. V., Sarayev F. A., Ageyev V. S. New Reptile Findings in the Northeastern Precaspian Lowland (Republic of Kazakhstan). *Current Studies in Herpetology*, 2011, vol. iss. 3–4, pp. 192–195 (in Russian).

Tuniev B. S., Orlov N. L., Anan'eva N. B., Agasyan A. L. *Snakes of the Caucasus: Taxonomic Diversity, Distribution, Conservation*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2009. 223 p (in Russian).

Sarayev F. A., Pestov M. V.On the Cadaster of the Reptiles of Northern and North Eastern Caspian Sea Region. In: *Herpetological Researches in Kazakhstan and Adjacent Countries*. Almaty, ASBK–SOPK, 2010, pp. 172–191 (in Russian).

Chelintsev N. G. Mathematical Basis of Reptiles Route Census. *Bull. of Moscow Society of Naturalists*. *Biological Ser.*, 1996, vol. 101, iss. 2, pp. 38–48 (in Russian).

Cherlin V. A., Muzychenko E. V. Using Burrows in Thermoregulation of Reptiles. *Prikladnaia etologiia: materialy III Vsesoiuznoi konferentsii po povedeniiu zhivotnykh* [Applied Ethology: Proceedings of the III All Union Conference of Animals Behavior]. Moscow, Nauka Publ., 1983, vol. 3, pp. 172–174 (in Russian).

Buckley L. B., Hurlbert A. H., Jetz W. 2012. Broadscale Ecological Implications of Ectothermy and Endothermy in Changing Environments. *Global Ecology and Biogeography*, 2012, vol. 21, iss. 9, pp. 873–885.

*Climate Data for Cities Worldwide*. 2018. Available at: http://www.climate-data.org (accessed 19 November 2018).

Hijmans R. J., Cameron S., Parra J. *WorldClim*, *Version 2.0*. Berkeley, University of California, 2018. Available at: http://www.worldclim.org (accessed 29 January 2019).

Phillips S. J. A Brief Tutorial on Maxent. *Lessons in Conservation*, 2009, vol. 3, pp. 108–135.

**Cite this article as:**

Neymark L. A. On the Ecology of the Desert Sand Boa *Eryx milliaris* (Reptilia, Boidae) in Kalmykia. *Current Studies in Herpetology*, 2020, vol. 20, iss. 1–2, pp. 43–52 (in Russian). DOI: https://doi.org/10.18500/1814-6090-2020-20-1-2-43-52