

ХАРИН Владимир Емельянович

**ТАКСОНОМИЯ МОРСКИХ ЗМЕЙ (HYDROPHIDAE SENSU LATO)
МИРОВОГО ОКЕАНА**

03.00.18 – гидробиология

03.02.08 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Владивосток

2006

Работа выполнена в Лаборатории ихтиологии Института биологии моря имени
А. В. Жирмунского Дальневосточного отделения Российской Академии наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук
Долганов Владимир Николаевич

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, старший научный сотрудник
Латыпов Юрий Яковлевич

доктор биологических наук, профессор
Шунтов Вячеслав Петрович

Ведущая организация Зоологический институт РАН

Защита состоится «27» декабря 2006 г. в «12 часов 30 минут» на заседании
диссертационного совета Д 005.008.02 при Институте биологии моря имени А. В.
Жирмунского ДВО РАН по адресу:
690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского 17. Телефон: (4232)310-905
Факс (4232)310-900. E-mail: inmarbio@mail.primorye.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии моря
имени А. В. Жирмунского ДВО РАН

Автореферат разослан « » ноября 2006 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук

Е. Е. Костина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ.

Актуальность исследований. Морские змеи – обычные рептилии Индо–тихоокеанской тропической и субтропической акватории, относящиеся к надсемейству Colubroidea Oppel, 1811, серии Proteroglypha Jan, 1857.

Морские змеи характеризуются большой численностью и играют заметную роль в морских биоценозах, особенно в водах Индо–Малайского архипелага и североавстралийского шельфа. Кроме этого они используются в пищевой и галантерейной промышленности ряда стран Азиатско–Тихоокеанского региона (Vacolod, 1990), а их яд находит большое применение в биологии, физиологии и медицине (Tamiya, 1971 и др.).

Точное знание таксономической принадлежности объекта – одно из главных условий его практического использования или использования в биологической работе. Однако таксономия морских змей до сих пор разработана слабо. Последняя ревизия вышла в свет в начале XX века (M. Smith, 1926) и к настоящему времени значительно устарела. Из–за большой таксономической путаницы на многие литературные данные нельзя положиться. Типовые экземпляры были изучены поверхностно, без учета важных признаков, а ряд широко распространенных видов был идентифицирован ошибочно.

Во второй половине XX века был описан ряд новых таксонов видового и надвидового ранга (в том числе и диссертантом) и на основе их морфологии было предложено несколько систем семейства Hydrophiidae sensu lato. В результате исследований выяснилось, что учитывая ряд новых морфологических особенностей (в первую очередь в остеологии, строении мускулатуры головы и анатомии) виды, роды, трибы, подсемейства и семейства можно достоверно идентифицировать, подсчитывать их запасы и возможный вылов, с учетом сохранения биологического разнообразия.

Цель и задачи. Целью данной работы являлось проведение таксономической ревизии морских змей. Основными задачами были: анализ таксономических признаков и их оценка для выделения надвидовых таксонов, составление списков валидных видов и родов и их синонимов, систематический анализ видов морских змей отдельных регионов с учетом внутривидовой

изменчивости и особенностей географического видообразования в этой группе рептилий.

Научная новизна. Проведена таксономическая ревизия морских змей Мирового океана. Выявлена изменчивость таксономически важных признаков и предложены новые признаки. Семейство Hydrophiidae sensu lato разделено на два семейства: Laticaudidae Cope, 1879 – морские крайты и Hydrophiidae Boie, 1827, sensu stricto – собственно морские змеи. Выделены 2 новых подсемейства: Aipysurinae Kharin, 1984 и Hydrelapinae subfam. nov.; 2 трибы: Disteirini trib. nov. и Lapemini stat. nov.; 1 род: Pseudolaticauda Kharin, 1984 и 2 подрода: Smithohydrophis Kharin, 1981 и Mediohydrophis Kharin, 2004/ Подтверждена синонимичность *Astrotia* Fischer, 1856 с *Disteira* Lacépède, 1804 (Харин, 1989; 2006б).

Описано шесть новых для науки видов: *Hydrophis macdowellii* (Харин, 1983), *Hydrophis vorisi* (Харин, 1984а), *Leioselasma coggeri*, *Leioselasma czeblukovi* (Харин, 1984б), *Enhydrina zweifeli* (Харин, 1985), *Disteira walli* (Харин, 1989).

Восстановлена валидность двух видов: *Leioselasma semperi*, *L. pacifica*, четырех подвидов: *Chitulia torquata diadema*, *C. ornata ocellata*, *Hydrophis microcephalophis microcephalus*, *Kerilia jerdoni siamensis*, один подвид – *Hydrophis torquatus aagaardii* сведен в синонимию (Харин, 2004б, 2005в, 2006б). Для ряда видов в том числе известных ранее по голотипу, приведены новые районы находок.

Практическая значимость. Морские змеи обладают значительной биомассой (Шунтов, 1962, 1966, 1971; Heatwole, 1987, Heatwole, Cogger, 1993, 1994; David, Ineich, 1999) и их хозяйственное значение в будущем должно значительно возрасти. Это в первую очередь связано с использованием змеинного яда в медицине. Знание таксономии морских змей, являющихся активными хищниками, необходимо для правильного понимания структуры и функционирования сообществ. Составленные определительные таблицы помогут ученым и рыбакам при дальнейшем изучении и промысловом использовании этих рептилий. Данные по систематике и таксономии морских змей могут использоваться в университетских курсах по общей зоологии, зоологии позвоночных и герпетологии.

Апробация работы. Результаты работы докладывались на V Всесоюзной герпетологической конференции (г. Ашхабад, 1981 г.), на ежегодных научных конференциях ИБМ (2003 г., 2004 г., 2005 г) и объединенном семинаре по тематике: ихтиология, гидробиология и экология Института биологии моря имени А.В. Жирмунского ДВО РАН (2006 г.).

Публикации. Основные положения диссертации изложены в 18 опубликованных работах.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 158 страницах машинописного текста, состоит из введения, пяти глав и выводов, одной таблицы и приложения (54 иллюстрации). Библиография содержит 561 названия, из них 518 на иностранных языках.

ГЛАВА 1. КРАТКИЙ ИСТОРИЧЕСКИЙ ОБЗОР ИЗУЧЕНИЯ ТАКСОНОМИИ, СИСТЕМАТИКИ, МОРФОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ МОРСКИХ ЗМЕЙ.

Первые морские змеи – *Coluber laticaudatus* и *Anguis platyrus* были описаны К. Линнеем в его десятом и двенадцатом изданиях “Системы природы” (Linnaeus, 1758, 1766). Однако они были описаны в сухопутных родах рептилий. Спустя два года для морских змей был установлен первый род – *Laticauda* для *C. laticaudatus* (Laurenti, 1768).

В середине XIX века выходит первая монография о морских змеях (Gray, 1842), через семь лет существенно доработанная (Gray, 1849). Так в первой работе Д.Э. Грей различает семнадцать видов относящихся к шести родам, а во второй указывает уже тридцать три вида для одиннадцати родов.

В 1890 г. выходит в свет обширная сводка Дж. А. Буланже (Boulenger, 1890) по змеям Британской Индии. В ней автор низводит группу морских змей до уровня подсемейства семейства аспидовых – Elapidae и приводит данные о двадцати семи видах, относящихся к шести родам. Позднее этот автор (Boulenger, 1896) публикует фундаментальную работу по змеям мировой фауны, где подводят итоги всех исследований в области систематики, таксономии и распространения морских

змей. Здесь приводятся описания и качественные рисунки уже пятидесяти четырех видов, относящихся к десяти родам.

В начале XX века появляется ряд фаунистических и таксономических работ Ф. Уэлла (Wall, Evans, 1900, 1901; Wall, 1903, 1904, 1905a, 1905b, 1906, 1907), итогом которых стала вторая монография о морских змеях (Wall, 1909) и крупнейшая до тех пор обобщающая сводка по данной группе (Wall, 1921). В двух последних работах наряду с традиционными признаками фолидоза была широко использована остеология (в первую очередь краниология), приведены данные о питании, распределении и даже сведения о эктопаразитах. Слабым местом этих монографий было отсутствие данных по изменчивости пластических и меристических признаков, следствием чего явилось создание большого числа искусственных родов (приблизительно по роду на один–два вида). Однако даже после вышесказанного эти работы не потеряли свою актуальность до сих пор.

К этому же времени следует отнести появление ряда статей английского герпетолога М.А. Смита (M. Smith, 1915a, 1915b, 1915c, 1916, 1917, 1920, 1923) итогом которых стала третья монография о морских змеях (M. Smith, 1926). В ней Смит разделил семейство Hydrophiidae на два подсемейства: Laticaudinae (роды *Laticauda*, *Aipysurus*, *Emydocephalus*) и Hydrophiinae (роды *Hydrelaps*, *Hydrophis*, *Kerilia*, *Lapemis*, *Thalassophina*, *Thalassophis*, *Kolpophis*, *Astrotia*, *Enhydrina*, *Acalyptophis*, *Microcephalophis*, *Pelamis*). На основании изучения типовых экземпляров и материала из крупнейших музеев мира, морфологии и остеологии он привел полновесное описание сорока девяти видов. В монографии было установлено два новых рода: (*Thalassophina* и *Kolpophis*) и описано два новых вида (*Aipysurus foliosquama*, *A. apraefrontalis*) и два новых подвида: (*Kerilia jerdoni siamensis* и *Hydrophis torquatus aagaardi*).

С.Б. Мак-Дуэлл (McDowell, 1967, 1969a, 1969b, 1970, 1972, 1974), ревизуя морских змей, отнес *Laticauda* к наземным аспидовым змеям группы *Calliophis*, а остальных представителей Hydrophiidae разбил на три группы: *Aipysurus* (роды *Aipysurus*, *Emydocephalus*, *Ephalophis*), *Hydrelaps* (род *Hydrelaps*) и *Hydrophis* (все остальные роды). При этом роды *Astrotia*, *Enhydrina* и три вида рода *Hydrophis* были объединены во вновь восстановленный род *Disteira*, а роды *Praescutata* (= *Thalassophina*) и *Kolpophis* сведены в синонимию к роду *Lapemis*. Вид *Hydrophis*

mertoni был отнесен к роду *Ephalophis*. В основу его таксономии были положены строение мускулатуры головы и остеология.

Г.К. Ворис (Voris, 1977), изучая филогению морских змей, установил, что это семейство распадается на три хорошо различимые группы: *Laticauda*, *Aipysurus-Emydocephalus*, и все прочие. Кроме того, на основании анализа ста пятидесяти трех признаков он пришел к выводу, что каждая из этих групп или независимо произошла от Elapidae, или же все они имели единое происхождение с очень ранним разделением.

В работе о классификации змей мировой фауны (H. Smith et al., 1977) *Laticauda* отнесена к аспидовым змеям на уровне трибы, а остальные морские змеи распределены по двум подсемействам семейства Hydrophiidae: Охуранинае (куда были отнесены все наземные аспидовые группы *Demansia*) и Hydrophiinae (все морские змеи, представленные четырьмя трибами).

С начала восьмидесятых годов XX века появляются систематические работы посвященные отдельным родам и подсемействам (Харин, 1981а, 1981б, 1983), и описанию новых видов (Харин, 1984а, 1984б, 1984в, 1984г, 1985, 1989). Отдельно следует указать на публикацию двух аннотированных каталогов ядовитых змей мира, в которых определенное место было отведено и морским змеям (Golay et al., 1993; Welch, 1994). В этих работах с некоторыми модификациями в основном была принята таксономия морских змей в понимании М. Смита (M. Smith, 1926, 1931, 1935, 1943), с уточнениями С.Б. Мак-Дуэлла (McDowell, 1967, 1969а, 1969б, 1970, 1972, 1974). При этом все роды, выделенные в роде *Hydrophis sensu lato* (Харин, 1984б) либо рассматривались в качестве младших синонимов этой политипичной группы родов (Golay et al., 1993), либо было подтверждено мнение Харина (1984б) о их родовом статусе (Welch, 1994). Этот вопрос в настоящее время дискуссионен (Williams, Wallach, 1989; Culotta, Pickwell, 1993; Rasmussen, 1994, 1997, 2002; Харин 2004а, б, 2005б, в).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА.

Материалом для работы в первую очередь послужили коллекции Зоологического института Российской Академии наук (ЗИН, Санкт–Петербург),

обширные сборы Тихоокеанского научно–исследовательского института рыбной промышленности и океанографии (ТИНРО, Владивосток), коллекции Зоологического музея Дальневосточного Государственного Университета (ЗМ ДВГУ, Владивосток), Берлинского музея природоведения им. А. Гумбольдта (ZMB, Берлин); Чикагского музея естественной истории (FMNH, Чикаго) и Американского музея естественной истории (AMNH, Нью–Йорк). Благодаря коллегам из Британского музея естественной истории (BMNH, Лондон) были получены на исследование и изучены типовые экземпляры многих проблемных видов. Были также обработаны небольшие фондовые коллекции отдельных родов морских змей из Музея сравнительной зоологии (MCZ, Гарвард) и Национального музея естественной истории (MNHN, Париж).

Всего было обработано 1283 экземпляра морских змей из вышеупомянутых коллекций. Значительное количество этих рептилий (836 экземпляров) было собрано во время рейсов ТИНРО в Сиамский залив в 1982 г. (НПС “Завитинск”) и в 1983 г. (НПС “Геракл”), которые в замороженном виде были доставлены автору, что существенно облегчило изучение остеологии и анатомии этой группы.

Кроме этого было изготовлено для морфологического анализа 78 черепов и 247 рентгено снимков. Все промеры и просчеты признаков фолидоза были сделаны по общепринятой методике (Терентьев, Чернов, 1949; Банников и др., 1977), с некоторыми изменениями (Харин, 1981а). Статистическая обработка проводилась также по общепринятой методике (Лакин, 1980).

ГЛАВА 3. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ БИОЛОГИИ МОРСКИХ ЗМЕЙ.

Морские змеи населяют все тропические и субтропические моря Индопацифики, от восточного побережья Африки до западных берегов Центральной Америки. На север они проникают до южной части Японского моря, на юг - до о. Тасмания и Новой Зеландии. Все они, за исключением *Pelamis platurus*, являются неритическими видами и обитают фактически на всем шельфе до глубин 100 метров. В тех регионах, где шельф широкий, змеи весьма обычны и многочисленны на большом (до 100 миль, а местами и более) расстоянии от

побережья (Шунтов, 1962, 1966, 1971; David, Ineich, 1999). Большинство видов морских змей приурочено к определенным глубинам шельфа и большую часть времени они проводят у дна (Barne, 1958). Лишь двуцветная пелагида предпочитает держаться над глубинами от 80 до 220 метров (Новиков, Хоменко, 1974; Redfield et al., 1978) и даже довольно часто встречается в открытом океане (Cantor, 1841; Loveridge, 1946; Gibson-Hill, 1950; Fitzsimmons, 1962; Kropach, 1975; Ineich, 1988), являясь, таким образом, дальненеритическим видом. Все морские змеи литоральные животные, за исключением *Pelamis*, которая является пелагическим организмом.

Автор разбил весь ареал обитания морских змей на восемнадцать районов. Видовой состав в этих районах естественно неоднороден. Так, наибольшее количество видов приходится на североавстралийский шельф и воды юга о. Новая Гвинея (31 вид., что составляет 47,6 % от всей мировой фауны морских змей). У побережья северо-восточной Австралии отмечено уже меньше – 10 видов, а в водах юго-восточной части и о. Тасмании только 7 видов. Это связано с более низкой температурой воды. Так в водах Новой Зеландии отмечено еще меньше – 3 вида, периодически заплывающие сюда с потеплением воды (McCann, 1966).

Второе место занимает Маллакский пролив и воды о. Суматра – 28 видов, на третьем месте – воды, омывающие о. Калимантан – 23 вида и Сиамский залив – 23 вида. Далее по численности видовой разнообразия следуют: воды Южной Индии и о. Шри Ланка – 21 вид, по 18 видов обитают в Яванском море и Бенгальском заливе, 15 видов в Андаманском море, 13 – в водах Филиппинского архипелага. По 12 видов обитает в Персидском, Оманском заливах и Тайваньском проливе. У побережья Северной Индии и Пакистана, в водах островов Новая Британия и Новая Ирландия – 9 видов, такое же количество обнаружено в Тонкинском заливе. В водах о. Новая Каледония и у северного побережья о. Новая Гвинея – 7 видов. В Желтом море и у островов Рюкю обнаружено 5 видов, в водах Южной Японии – 4 вида (два из которых изредка проникают на юг Японского моря). Океания представлена морскими змеями очень слабо: не считая *Pelamis platurus* в водах Новых Гебрид обитает 4 вида, островов Фиджи – 3 вида, островов Тонга, Гилберта и Соломоновых – 2 вида, Каролинских – 1 вид.

У берегов Центральной Америки кроме *Pelamis platurus*, обитает еще немногочисленная, изолированная популяция *Laticauda colubrina*, таксономический статус которой не ясен (Villa, 1962; McCarthy, 1985). Расширению ареала этих двух видов способствовало скорее всего экваториальное противотечение, идущее через Тихий океан в восточном направлении.

Особенно следует отметить существование узкоареальных пресноводных форм. Это *Leioselasma semperi*, обитающая в озере Бомбон на о. Лузон в группе Филиппинских островов (озеро находится в кратере потухшего вулкана) (Taylor, 1922; Харин, 1984б), *Laticauda crockeri*, живущая в озере Те-Нгано на о. Реннелл Соломоновых островов (McCoy, 1980; Харин, 1984в; McCarthy, 1986; Cogger et al., 1987; Kharin, Czeblukov, 2006) и, недавно найденная по 3 экз. в реке Сибау (о. Калимантан) *Chitulia sibauensis* в более чем 1000 км от устья (Rasmussen et al., 2001).

У большинства видов морских змей отсутствует специализация в питании. Основное место в пищевом рационе занимают мелкие виды рыб, реже головоногие моллюски и ракообразные (Bourret, 1934; Gail, Rageau, 1958; Bruggen, 1961; Klawe, 1964; Voris, 1964, Voris et al., 1978; Glodek, Voris, 1982; Voris, Voris, 1983).

Размножение морских змей происходит разными способами. Так Laticaudidae – яйцекладущие. Все Hydrophiidae – яйцеживородящие змеи. Первые откладывают от 1 до 10 яиц, вторые рожают от 1 до 30 детенышей (Zug et al., 2000). У многих видов имеется примитивная плацента, связывающая зародыш с материнским организмом (Kastrirangen, 1951, 1952). Laticaudidae откладывают яйца на суше, а все Hydrophiidae рожают потомство в воде (Klemmer, 1966, 1967). Самки некоторых видов рожают одного–двух детенышей, однако половая зрелость наступает у них обычно в возрасте одного года (у некоторых видов в возрасте шести-восьми месяцев).

Яд большинства видов морских змей по токсичности в несколько раз превышает яды самых ядовитых аспидовых змей (Okonogi, 1973; Warrell, 1994). Его высокая токсичность выработалась как приспособление к питанию пойкилотермными животными, сравнительно устойчивыми к ядам. Несмотря на сильную токсичность морских змей, при укусе они вводят очень малое количество яда - 0.06–0.12 г (что составляет 1–20 мг в сухом виде). Кроме этого эти змеи не

склонны без лишней нужды кусаться (Hediger, 1977). Наиболее опасными в порядке убывания считаются следующие виды: *Enhydrina schistosa*, *Leioselasma cyanocincta*, *L. spiralis*, *Kerilia jerdoni*, *Lapemis curtus*, наиболее слабый яд у *Polyodontognathus caerulescens* (Reid, 1975).

ГЛАВА 4. АНАЛИЗ ПРИЗНАКОВ, ПРИМЕНЯЕМЫЕ В ТАКСОНОМИИ МОРСКИХ ЗМЕЙ

Большинство признаков внешнего строения, употребляющиеся в таксономии морских змей, таких как наличие или отсутствие тех или иных щитков головы, фрагментарность или их целостность, число чешуй вокруг шеи и середины тела, брюшных или подхвостовых щитков; числа верхнегубных щитков, находящихся в контакте с глазом и даже количество зубов на челюстном аппарате имеют большую изменчивость и, в лучшем случае могут помочь в определении отдельных видов или монотипичных родов (McDowell, 1967, 1969a, 1969b, 1972, 1974; Харин, 1984в). То же самое можно сказать и об окраске. Так, например, для *Praescutata viperina* известно три типа (M. Smith, 1926; Харин, 1984г), для *Leioselasma cyanocincta* – три типа, для *Pelamis platurus* - девять типов окраски (M. Smith, 1926; Visser, 1967; Kropach, 1971, 1975; Bolanos et al., 1974). Кроме этого известны случаи меланизма у видов рода *Emydocephalus* (Dunson, 1975a; Харин, 1984в).

На значительную изменчивость этих признаков указывали еще авторы первых монографий (Wall, 1909, 1921; M. Smith, 1926). И хотя они приводили качественные рисунки черепов, остеология практически не учитывалась, за исключением такого признака как продвинутость maxillare вперед за palatinum (M. Smith, 1926, 1943). Строение же мускулатуры головы, гемипениса, межчелюстных щитков, строение хвостовых позвонков и анатомия вообще не учитывались. Все это приводило к путанице в количестве и объеме родов.

В связи с вышесказанным имеется необходимость проанализировать значимость наиболее важных признаков, на основании которых предлагается новая таксономия морских змей.

1. Прикрепление praemaxillare к черепу. Это прикрепление может быть как подвижным, так и неподвижным. В первом случае, подвижность прикрепления

характерна для всех сухопутных семейств надсемейства Colubroidea и морских крайтов – Laticaudidae. У морских змей Hydrophiidae - praemaxillare прикреплена к черепу неподвижно (что вообще уникально для колюброидных змей и является апоморфным признаком). Это, по мнению автора, указывает на обособленность морских змей от морских крайтов на уровне семейства.

2. Сочленение maxillare с ectopterygoideum. Сочленение может быть подвижным или неподвижным. Подвижное сочленение характерно для змей, относящихся к аспидовым змеям – Elapidae и морским крайтам. Неподвижное сочленение имеют морские змеи. Следует отметить, что морские крайты, морские змеи и аспидовые змеи по-видимому произошли от общего предка с очень ранним разделением или независимо друг от друга (Voris, 1977). Это, также, по мнению автора, указывает на обособленность морских змей от морских крайтов на уровне семейства и является апоморфным признаком.

3. Подвижность palatinum. У морских крайтов, так же как и у аспидовых змей, небная кость подвижная, способная вращаться в горизонтальной плоскости. У морских змей palatinum может быть вогнутой, но всегда неподвижная и не вращается в горизонтальной плоскости. Второе является, по мнению автора, апоморфным признаком и явно указывает об обособленности морских змей от морских крайтов.

4. Расположение зубов на dentale. У аспидовых и морских крайтов зубы на dentale расположены впереди шва между spleniale и angulare, тогда как у морских змей зубы на dentale расположены так, что зубной ряд продвинут назад, за шов между spleniale и angulare. Несомненно это апоморфный признак, который подчеркивает обособленность Hydrophiidae от Laticaudidae на уровне семейства.

5. Расположение ядовитых желез. У морских крайтов и аспидовых змей задний край ядовитых желез простирается за край заднего угла рта. У морских змей задний край ядовитых желез не простирается за край заднего угла рта. Как показали работы МакДоуэлла (McDowell, 1967, 1972), последнее положение ядовитых желез является апоморфным признаком. Этот признак, по моему мнению, свидетельствует об обособленности морских крайтов от морских змей на уровне семейства.

6. Расположение солевых желез. У морских крайтов они расположены на небе, позади *praemaxillare*, носовая железа имеется. У морских змей солевые железы расположены позади подъязычных желез и носовой железы нет. Это свидетельствует о плезиоморфности первого положения, которое указывает на полуводный образ жизни и апоморфности второго, при котором весь жизненный цикл протекает в воде. Данный признак, по мнению автора, также указывает на разделение этих рептилий на уровне семейств.

7. Расположение носовых щитков и строение ноздрей. Расположение носовых щитков у морских крайтов боковое, как у всех наземных змей надсемейства *Colubroidea*; внутренняя поверхность ноздрей выстлана складками и папиллами. Между носовыми щиками имеются межносые щитки (поэтому носовые щитки не соединены друг с другом по шву). У морских змей носовые щитки расположены на дорсальной стороне головы; внутренняя поверхность ноздрей гладкая. Межносых щитков нет и носовые щитки соединены друг с другом по шву. Этот признак у морских змей апоморфный. В целом он, по-моему, демонстрирует таксономический статус (семейство) обеих групп.

8. Строение язычковой створки. Язычковая створка сформирована из орального эпителия межчелюстного щитка у морских крайтов и аспидовых змей. У морских змей язычковая створка сформирована непосредственно из вентрального края межчелюстного щитка. Автор, вслед за Ворисом (Voris, 1977) и МакКарти (McCarthy, 1986) последнее формирование считает апоморфным признаком, который характеризует разделение морских змей на *Laticaudidae* и *Hydrophiidae*.

9. Способ размножения. Морские крайты еще сохраняют связь с сушей, они яйцекладущие. Яйца откладывают на берегу, в воде встречаются на мелководье, не более одной мили от берега. Морские же змеи яйцеживородящие, рожают уже полностью сформировавшуюся молодежь в воде. По мнению автора, этот признак свидетельствует о разделении морских крайтов и морских змей на уровне семейств.

10. Продвинутость *maxillare* далеко вперед за *palatinum*. По этому плезиоморфному признаку Смит (M. Smith, 1926) поместил роды *Laticauda*, *Aipysurus*, *Emydocephalus* в самостоятельное подсемейство *Laticaudinae*. У представителей всех других родов морских змей этой продвинутости не

наблюдается или верхнечелюстная и небная кости находятся на одном уровне (род *Kerilia*), что по моему мнению является апоморфным признаком.

11. Размеры брюшных щитков и соответствие им позвонков. Строение подхвостовых щитков. Наличие крупных брюшных щитков (как у наземных змей) у видов морских крайтов и первых трех подсемейств морских змей: (*Aipysurinae*, *Ephalophinae*, *Hydrelarinae*) и соответствие каждому из них спинного позвонка свидетельствует о примитивности этих рептилий (плезиоморфный признак). Эволюция семейства шла в сторону уменьшения размеров брюшных щитков и несоответствию им числа туловищных позвонков. У видов более продвинутого подсемейства *Hydrophiinae* они редуцируются до брюшных чешуй, по размерам чуть превышающих окружающие чешуи тела. Разумеется, это апоморфный признак, т.к. большие брюшные щитки являются помехой при плавании в воде. Самыми специализированными следует считать представителей монотипичных родов *Pelamis* и взрослых *Lapemis*, у которых они полностью отсутствуют (Харин, 1984в).

То же самое можно сказать о подхвостовых щитках. У морских крайтов они парные, как у большинства аспидовых змей, что, по мнению автора, является плезиоморфным признаком (они как и большие брюшные щитки мешают плаванию). У всех морских змей они непарные, крупные у *Aipysurinae*, *Ephalophinae*, *Hydrelarinae* и редуцированы у змей подсемейства *Hydrophiinae* до чешуй, почти неотличимых от окружающих чешуй туловища (апоморфное состояние)

12. Строение хвостовых позвонков. Хвостовые позвонки у *Aipysurinae*, *Ephalophinae* и *Hydrelarinae* с парными гемапофизами, но без медиальных гипапофизов. Гемапофизы встречаются с хвостовыми сосудами, окружающими канал почти по всей хвостовой части у видов первых двух подсемейств и встречаются с хвостовыми сосудами снизу только в задней половине хвоста у единственного вида подсемейства *Hydrelarinae* (плезиоморфный признак). У видов же подсемейства *Hydrophiinae* хвостовые позвонки с очень маленькими парными гипапофизами или без них и не окружают гемальный канал (за исключением двух видов рода *Enhydrina* у которых хвостовые позвонки имеют такое же строение как и у видов *Aipysurinae* и *Ephalophinae*, что, по-видимому, является признаком

конвергенции), но с медиальным гипапофизальным килем или выростом (апоморфный признак) (Burger, Natsuno, 1974; Rasmussen, 1997).

13. Строение межчелюстного щитка. У *Aipysurinae* и *Ephalophinae* он со срединной острой складкой, расположенной внутри рта и не разделен язычковой ямкой. Эта складка сформирована задним краем ороговевшего щитка и продвинута вовнутрь, за линию губы. А у *Hydrelarinae* и *Hydrophiinae* он со срединной складкой на переднем крае, которая совпадает внутри со срединной выемкой подбородочного щитка и полностью разделяется язычковой ямкой межчелюстного щитка и внутри отделена слева и справа углублениями (апоморфный признак).

14. Строение *sphenoideum* и *parietale*. У *Aipysurinae* и *Ephalophinae* *parietale* без сагиттального мышечного гребня, а *sphenoideum* без медиального кия (плезиоморфный признак), тогда как *Hydrelarinae* и *Hydrophiinae* имеют *parietale* с ярко выраженным сагиттальным гребнем, а *sphenoideum* с медиальным килем (апоморфный признак). Следует отметить, что все виды морских крайтов также имеют *parietale* с сагиттальным гребнем. У змей подсемейств *Aipysurinae* и *Hydrophiinae* *tabulare* широко контактирует с *parietale* (апоморфный признак). У змей подсемейств *Ephalophinae* и *Hydrelarinae* *tabulare* очень узко контактирует с *parietale* у их переднего края (плезиоморфный признак) (Rasmussen, 2002).

15. Изолированная мышца в верхнедорзальном углу *quadratum*. Имеется у *Ephalophinae*, но отсутствует у представителей других подсемейств. Этот признак несомненно плезиоморфный, так как он встречается у многих аспидовых (сухопутных) змей и у морских крайтов, но отсутствует у морских (McDowell, 1967, 1969a, 1969b, 1972, 1974).

16. Строение гемипениса. Гемипенис у *Laticaudidae* покрыт чашеобразными полостями, а у морских змей (за исключением *Ephalophinae*) покрыт шипами и папиллами. Это ошипление, по мнению автора, свидетельствует о его апоморфности.

Гемипенис у *Aipysurinae* без губообразных образований и пальцеобразных шипов у основания, напротив *sulcus*, он с очень последовательно уменьшающимися в размерах шипами от середины органа до дистального конца и с шипами и папиллами в экстремальной части органа (апоморфный признак).

Гемипенис у *Ephalophinae* с чашеобразными полостями и чашеобразными образованиями с гладкими краями в экстремальной части органа, разветвляющийся дистально при помощи *sulcus* (плезиоморфный признак).

Орган у *Hydrelarinae* с двумя рядами продольных, крупных шипов, резко сменяющихся в дистальной части большим количеством маленьких шипов, расположенных в многочисленных рядах; без губообразных и пальцеобразных выростов у основания напротив *sulcus* (апоморфный признак).

Гемипенис у *Hydrophiinae* с губообразными образованиями и пальцеобразными шипами у основания *sulcus*. Орган без явной линии демаркации между проксимальными шипами (характерная для *Colubroidea* колюброидная ошипленная зона) и дистальными шипами (колюброидная чашеобразная зона) (Zaher, 1999). Исключение составляет *Chitulia stricticollis*, у которого проксимальные шипы более регулярны и значительно короче дистальных шипов (апоморфный признак) (Dowling, 1967).

17. Строение *Depressor mandibulae* (DM) и *Adductor mandibulae externus superficialis* (AMES). Подсемейство *Hydrophiinae* распадается на три хорошо различимые группы родов, которые автор рассматривает на уровне триб. В основу их таксономии положено строение мышц головы: *Depressor mandibulae* (DM) и *Adductor mandibulae externus superficialis* (AMES). Так у змей трибы *Lapemini* нет окципитальной доли на DM. Начало мышцы ограничено *quadratum*. Этот признак встречается только у представителей трех монотипичных родов: *Lapemis*, *Praescutata* и *Kolpophis*. Между тем AMES у них с узкой дорзальной порцией, закрывающей заднюю половину *Adductor externus medialis* (AEM) и слабо продвинута назад к поперечному окципитальному гребню и не контактирует с *quadratum*. Представители триб *Disteirini* и *Hydrophiini* имеют явственную окципитальную долю на DM, которая начинается от поперечного окципитального гребня около середины или позади середины *Adductor mandibulae externus medialis*. Эта окципитальная доля лежит бок о бок с квадратной долей DM (апоморфный признак) (Rasmussen, 2002). У видов трибы *Hydrophiini* (Роды *Hydrophis*, *Leioselasma*, *Chitulia*, *Polyodontognathus*, *Kerilia*, *Thalassophis*, *Acalyptophis*, *Pelamis*). AMES такой же как у *Lapemini* (апоморфный признак), а у видов трибы *Disteirini* (Роды *Disteira*, *Enhydrina*) он с широкой дорзальной долей, которая

полностью скрывает АЕМ. Начало AES продвинуто назад, по всей длине parietale до поперечного супраокципитального гребня и большинство задних волокон этой мышцы расположено параллельно или повляется непосредственно в переднедорзальном углу quadratum. Это плезиоморфный признак (McDowell, 1986; McCarthy, 1986).

18. Вхождение sphenoidеum в брюшной край переднего отверстия cavum epiptericum. У родов *Leioselasma*, *Kerilia*, *Thalassophis*, *Disteira*, *Enhydrina*, *Lapemis* сфеноид почти или полностью исключен parietale из брюшного края переднего отверстия cavum epiptericum. У родов *Hydrophis*, *Chitulia*, *Polyodontognathus*, *Kolpophis*, *Praescutata* и *Pelamis* сфеноид широко входит в брюшной край переднего отверстия cavum epiptericum. По мнению автора последнее положение следует считать апоморфным, т. к. первое положение характерно для многих родов аспидовых змей и морских крайтов и является плезиоморфным.

19. Наличие или отсутствие диастемы между ядовитыми клыками и верхнечелюстными зубами. Размерное соотношение клыков и зубов на maxillare. Отсутствие диастемы между ядовитыми клыками и верхнечелюстными зубами характерно для представителя монотипичного рода *Kerilia*. У остальных морских змей и морских крайтов диастема ярко выражена. При этом верхнечелюстные зубы у *Kerilia jerdoni* такой же длины, что и ядовитые клыки. По мнению автора это важный адаптационный признак. При нападении на объект питания, происходит захват всеми верхнечелюстными зубами и клыками, с одновременным впрыскиванием яда, что полностью исключает возможность жертвы вырваться или оказать сопротивление. Это несомненно апоморфный признак. Следует отметить, что этот признак несет важную филогенетическую информацию в других классах животных: например у рыб (Гликман, Долганов, 1988) и млекопитающих (Соколов, 1977).

Еще один признак, несущий подобную адаптационную функцию и не встречающийся у других морских змей, характерен для видов рода *Hydrophis* s. str. У видов этого рода верхнечелюстная кость изогнута так, что верхнечелюстные зубы и ядовитые клыки лежат на одном уровне, хотя длина клыков почти в 2 раза превышает размеры любого из зубов на maxillare. По мнению автора этот признак апоморфный и послужил обоснованием для придания этой группе видов родового

статуса и обособления его от других родов группы *Hydrophis sensu lato*. (Харин, 1983, 1984б).

20. Наличие треугольного выступа на palatinum. Небная кость у видов рода *Hydrophis s. str.* на середине внешней стороны несет треугольный выступ, для которого на верхнечелюстной кости имеется соответствующее треугольное отверстие. При броске на объект питания, выступ входит в отверстие и таким образом в удержании, с одновременным впрыскиванием яда, задействованы зубы обеих костей и клыки. Автор считает, что это важный адаптационный апоморфный признак, не имеющий аналогов ни у одного рода морских змей.

При этом один вид этого рода - *H. macdowellii* не имеет подобного выступа на небной кости (Харин, 1983, 2004б), что, по мнению автора, указывает на его примитивность по сравнению с другими видами рода.

21. Наличие заднего отростка на maxillare. Еще один уникальный адаптационный признак характерен для монотипичного рода *Polyodontognathus* (Харин, 2004а, 2004б, 2005б), у представителя которого задняя часть верхнечелюстной кости вытянута в длинный отросток далеко заходящий за эктоптеригоид. Такое строение не встречается не только у других видов морских змей, но и у морских крайтов и аспидовых змей. По мнению автора, это объясняется менее токсичным ядом *P. caerulescens* (Reid, 1975), что требует большее количество зубов на maxillare (12-18 против 0-14 у остальных родов) для удержания добычи. Следует отметить, что у него также максимальное количество зубов и на dentale (22-26 против 17-23). Автор считает этот признак апоморфным.

Все признаки, применяемые в таксономии морских змей ранжированы автором по значимости и возможности и применения в таксономической процедуре. В главе обсуждено применение таксономических признаков и таксономическое положение родов *Enhydrina*, *Astrotia*, *Praescutata*, *Kolpophis* и *Pseudolaticauda*, внутри группировки родов *Aipysurus*, *Disteira* *Hydrophis sensu lato*, а также внутривидовых форм морских змей.

ГЛАВА 5. ТАКСОНОМИЯ МОРСКИХ ЗМЕЙ. ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТАБЛИЦЫ. АННОТИРОВАННЫЙ КАТАЛОГ ВИДОВ

В главе 5 приводится аннотированный таксономический каталог морских крайтов и морских змей мирового океана, даны диагнозы надвидовых таксонов (семейств, триб, родов). Составлены определительные таблицы родов, подродов и видов. Приведены синонимия и данные о географическом распространении.

ВЫВОДЫ

1. Группа семейств Hydrophiidae Voie, 1827, sensu lato включает два семейства: морских змей – Hydrophiidae Voie, 1827, включающее 57 видов, относящихся к 16 родам, объединяемые в четыре подсемейства, последнее из которых - Hydrophiinae распадается на три трибы и морских крайтов – Laticaudidae Cope, 1879, включающее пять видов, относящихся к двум родам.

2. В основу таксономии группы семейств морских змей на уровне семейств положены следующие признаки: а) подвижность сочленения maxillare с ectopterygoideum, б) возможность вращения palatinum в горизонтальной плоскости, в) неподвижность прикрепления praemaxillare к черепу и ее форма, г) форма nasale д) положение ноздрей и носовых щитков, е) строение внутренней полости ноздрей, ж) строение языковой створки, з) способ выработки солевой секреции, и) расположении солевых желез, й) размеры дорзальных и вентральных отростков хвостовых позвонков, к) наличие парных подхвостовых позвонков, л) строение гемипениса, м) способ размножения.

3. Признаки на уровне подсемейств: а) продвинутость maxillare за palatinum, б) строение вентрального профиля верхней челюсти, в) строение птеригоидной фаски ectopterygoideum, г) контакт tabulare с parietale, д) положение ядовитых клыков по отрошению к сочленению maxillare–praefrontale, е) наличие гребня на sphenoideum, ж) наличие сагиттального гребня на parietale, з) строение praefrontale и frontale, и) строение спинной пластинки nasale, й) строение spleniale, к) входимость frontale в орбиту, л) строение хвостовых позвонков, м) наличие мускула от quadratum до ядовитых желез, н) расположение сердца и трахейного легкого, о) строение гемипениса, п) строение межчелюстного щитка, р) наличие предглазничного щитка, с) размеры брюшных щитков, т) соответствие их количества числу позвонков, у) строение задних нижнечелюстных щитков.

4. Признаки, применяемые на уровне триб: а) строение *Depressor mandibulae*, б) строение *Adductor mandibulae externus superficialis*.

5. Признаками родового уровня являются: а) наличие заднего отростка *maxillare* и продвинутость ее вперед за *palatinum*, б) способ сочленения *prae frontale* с *frontale*, в) наличие диастемы между ядовитыми клыками и верхнечелюстными зубами, г) степень изогнутости *maxillare*, д) наличие на *palatinum* треугольного выступа на дна *maxillare*, е) соотношение размеров *spleniale* и *angulare*, ж) вхождение *sphenoideum* в переднее отверстие *cavum epipteriticum*, з) наличие кия на *sphenoideum*, и) строение хвостовых позвонков, й) положение кончиков зубов (их направленность), к) фрагментарность межчелюстного щитка, л) наличие заостренных чешуй вокруг глаз, м) наличие отверстия на *spleniale*.

6. Счетные признаки (число чешуй вокруг середины тела и шеи, брюшных щитков, поперечных перевязей или пятен), а также особенности окраски, подвержены сильной возрастной, половой и индивидуальной изменчивости и могут использоваться лишь для идентификации на видовом уровне или для определения представителей отдельных монотипичных родов. То же самое можно сказать и о степени ребристости или бугорчатости чешуй тела и брюшных щитков.

7. Семейство *Laticaudidae* Cope, 1879 включает два рода: *Laticauda* Laurenti, 1768 (три вида) и *Pseudolaticauda* Kharin, 1984 (два вида). Семейство *Hydrophiidae* Boie, 1827 включает три подсемейства: 1) *Aipysurinae* Kharin, 1984 с двумя родами *Aipysurus* Lacépède, 1804 (семь видов) и *Emydocephalus* Krefft, 1869 (два вида); 2) *Ephalophinae* Burger et Natsuno, 1974, stat. nov. с двумя монотипичными родами: *Ephalophis* M. Smith, 1931 и *Parahydrophis* Burger et Natsuno, 1974; 3) монотипичное *Hydrelapinae* subfam. nov. (с родом *Hydrelaps* Boulenger, 1896) 4) *Hydrophiinae* Boie, 1827, представленное тремя трибами. Триба *Lapemini* Gray, 1842, stat. nov. представлена тремя монотипичными родами: *Lapemis* Gray, 1835, *Praescutata* Wall, 1921 и *Kolpophis* M. Smith, 1926. Триба *Disteirini* trib. nov. представлена двумя монотипичными родами *Disteira* Lacépède, 1804 (пять видов) и *Enhydrina* Gray, 1849 (два вида). Триба *Hydrophiini* Boie, 1827 включает четыре монотипичных рода: *Acalyptophis* Dumeril, 1853, *Pelamis* Daudin, 1803, *Thalassophis* P. Schmidt, 1852, *Kerilia* Gray, 1849 и группу родов *Hydrophis* sensu lato. Последняя представлена монотипичным родом *Polyodontognathus* Wall, 1921 и тремя

политипичными родами *Hydrophis* Latreille in Sonnini et Latreille, 1802 (одиннадцать видов), *Leioselasma* Lacépède, 1804 (восемь видов) и *Chitulia* Gray, 1842 (одиннадцать видов).

8. Родовое название *Astrotia* Fischer, 1856 является младшим синонимом *Disteira* Lacépède, 1804, но валидно в качестве подрода. Род *Aipysurus* распадается на два подрода: *Smithohydrophis* Kharin, 1981 (два вида) и *Aipysurus sensu stricto* (все остальные виды). Род *Hydrophis* распадается на три подрода: *Microcephalophis* Lesson in Bélanger, 1834 (два вида), *Mediohydrophis* Kharin, 2004 (два вида) и *Hydrophis sensu stricto* (семь видов). Виды: *Kerilia jerdoni* Gray, 1849, *Hydrophis gracilis* (Shaw, 1802), *Polyodontognathus caerulescens* (Shaw, 1802), *Chitulia torquata* (Günther, 1864) и *Ch. ornata* Gray, 1842 являются политипичными. Первые четыре образуют по два подвида, пятый – распадается на три географические формы. *Hydrophis atriceps* (Günther, 1864), *Leioselasma semperi* (Garman, 1881), *Leioselasma pacifica* (Boulenger, 1896) и *Chitulia inornata* (Gray, 1849) являются валидными таксонами. *Hydrophis torquatus aagaardi* M. Smith, 1920 следует считать младшим субъективным синонимом *Chitulia torquata diadema* (Günther, 1864).

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. **Харин В.Е.** Обзор морских змей рода *Aipysurus* (Serpentes, Hydrophiidae). // Зоол. журн. 1981а. Т. 60. ВЫП. 2. С. 257–264.
2. **Харин В.Е.** Морские змеи подсемейства Laticaudinae Cope, 1879, sensu lato. // Вопр. герпетологии. Л: Наука. 1981б С. 139–140.
3. **Харин В.Е.** Новый вид морской змеи рода *Hydrophis sensu lato* (Serpentes, Hydrophiidae) с Североавстралийского шельфа. // Зоол. журн. 1983. Т. 62. ВЫП. 11. С. 1751–1753.
4. **Харин В.Е.** Морские змеи рода *Hydrophis sensu lato* (Serpentes, Hydrophiidae). К вопросу о таксономическом положении новогвинейских *H. obscurus*. // Зоол. журн. 1984а. Т. 63. ВЫП. 4. С. 630–632.
5. **Харин В.Е.** Обзор морских змей группы *Hydrophis sensu lato* (Serpentes, Hydrophiidae). 3. Род *Leioselasma*. // Зоол. журн. 1984б. Т. 63. ВЫП. 10. С. 1535–1546.
6. **Харин В.Е.** Обзор морских змей подсемейства Laticaudinae Cope, 1879, sensu lato (Serpentes, Hydrophiidae). // Тр. ЗИН АН СССР. 1984в. Т. 124. С. 128–139.

7. Харин В.Е. О трех видах морских змей впервые обнаруженных в водах Вьетнама, с замечанием о редкой форме *Praescutata viperina*. // Биол. моря. 1984г. № 2. С. 26–30.
8. Харин В.Е. Новый вид морских змей рода *Enhydrina* (Serpentes, Hydrophiidae) из вод Новой Гвинеи. // Зоол. журн. 1985. Т. 64. ВЫП. 5. С. 785–787.
9. Харин В.Е. Новый вид морских змей рода *Disteira* (Serpentes, Hydrophiidae) из вод Малайского Архипелага. // Вестн. зоологии. 1989. № 1. С. 29– 31.
10. Харин В.Е. О таксономическом положении морской змеи *Hydrophis caeruleus* (Shaw, 1802) (Serpentes, Hydrophiidae). // Биол. моря. 2004а. Т. 30. № 3. С. 227-229.
11. Харин В.Е. Обзор морских змей рода *Hydrophis* sensu stricto (Serpentes:Hydrophiidae). // Биол. моря. 2004б. Т. 30. № 6. С. 447-454.
12. Харин В.Е. Распространение малоизвестной морской змеи *Chitulia belcheri* (Gray, 1849), с замечанием о новых находках редких видов рода *Leioselasma* Lacépède, 1804 (Serpentes, Hydrophiidae). // Биол. моря. 2005а. Т. 31.№ 3. С. 185-189.
13. Харин В.Е. Аннотированный каталог морских змей (Serpentes: Laticaudidae, Hydrophiidae) мирового океана. // Известия ТИНРО-центра. 2005б. Т. 140. С. 71-89.
14. Харин В.Е. О новых находках редкой морской змеи *Leioselasma czeblukovi* Kharin, 1984 с замечанием о видовом составе и таксономическом положении рода *Leioselasma* Lacépède, 1804 (Serpentes, Hydrophiidae). // Биол. моря. 2005в. Т. 31. № 5. С. 319-322.
15. Харин В.Е. Аннотированный список морских змей Вьетнама, с замечанием о новой находке ужевидного морского крайта *Laticauda colubrina* (Schneider, 1799) (Laticaudidae, Hydrophiidae). // Биол. моря. 2006. Т. 32. № 4. С. 264-269.
16. Харин В.Е., Чеблук В.П. О новой находке редкой и малоизвестной морской змеи *Aipysurus tenuis* Lönnberg et Andersson, 1911 (Serpentes, Hydrophiidae) в водах Австралии. // Биол. моря. 2006. Т. 32. № 3. С. 225-228.
17. Kharin V.E., Czeblukov V.P. On the new record of rare sea snake *Chitulia inornata* Gray, 1849 (Serpentes:Hydrophiidae) from Australia. // Russ. J. Herpetol. 2005. V. 12. N. 2. P. 118-120.

18. *Kharin V.E., Czeblukov V.P.* A new revision of sea kraits family Laticaudidae Cope, 1879 (Serpentes, Colubroidea). // Russ. J. Herpetol. 2006. V. 13. N. 3. P. 227-241.

Харин Владимир Емельянович

ТАКСОНОМИЯ МОРСКИХ ЗМЕЙ (HYDROPHIIDAE SENSU LATO)

МИРОВОГО ОКЕАНА

АВТОРЕФЕРАТ