

**Российская академия наук**  
**Самарский научный центр**  
**Институт экологии Волжского бассейна**

**А.Г. Бакиев, А.Л. Маленёв, О.В. Зайцева, И.В. Шуршина**

# **ЗМЕИ САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ**

**Тольятти**  
**2009**

УДК 598.12(470.43)

**Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Зайцева О.В., Шуршина И.В. Змеи Самарской области. – Тольятти: ООО «Кассандра», 2009. – 170 с.**

В монографии обобщены литературные и оригинальные данные о змеях, населяющих Самарскую область. Приведены сведения об истории их изучения (глава 1). Данные о различных аспектах биологии и экологии обыкновенного ужа *Natrix natrix*, водяного ужа *N. tessellata*, обыкновенной медянки *Coronella austriaca*, узорчатого полоза *Elaphe dione*, обыкновенной гадюки *Vipera berus*, восточной степной гадюки *V. renardi* сведены в видовые очерки (глава 2). Обсуждены вопросы формирования современной офидиофауны Самарской области (глава 3).

Монография адресована герпетологам, историкам науки, палеонтологам, экологам, паразитологам, сотрудникам природоохранных органов, краеведам, любителям природы Поволжья.

**Bakiev A.G., Malenyov F.L., Zaitseva O.V., Shurshina I.V. Snakes of the Samara region. – Togliatti: «Kassandra» Publishing house, 2009. – 170 p.**

In this monograph the literary and original facts about the snakes populating the Samara region are summarized. Chronology of their study is adduced (chapter 1). Data about various aspects of biology and ecology of grass snake (*Natrix natrix*), water snake (*N. tessellata*), smooth snake (*Coronella austriaca*), Pallas' coluber (*Elaphe dione*), common viper (*Vipera berus*), lowland steppe viper (*V. renardi*) are combined into the specific sketches (chapter 2). Problems of the formation modern ophidiofauna of the Samara region are discussed (chapter 3).

The monograph is addressed to herpetologists, science historians, paleontologists, ecologists, parasitologists, workers of conservancies, students of local lore, Volga region nature lovers.

**Рекомендовано к печати:**

Ученым советом Института экологии Волжского бассейна РАН  
(протокол № 12 от 10 декабря 2009 г.) и  
Президиумом Самарского научного центра РАН  
(протокол № 7 от 24 декабря 2009 г.)

**Ответственный редактор** чл.-корр. РАН, д. б. н., проф. Г.С. Розенберг

**Рецензенты:** д.б.н., проф. Д.Б. Гелашвили; д.б.н., д.г.-м.н. В.Ю. Ратников;  
к.б.н. Д.В. Семенов

*Издание выполнено в рамках Программы Отделения биологических наук РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» и при финансовой поддержке Самарского научного центра в рамках Губернского гранта в области науки и техники 2009 г.*

**ISBN**

© Авторский коллектив, 2009

© Институт экологии Волжского бассейна РАН, 2009

## ВВЕДЕНИЕ

Настоящая монография преследует цель обобщения сведений о змеях, населяющих Самарскую область. В ее основу положены все доступные нам источники информации и наши многолетние (1979–2009 гг.) исследования.

Самарская область целиком входит в границы Волжского бассейна. Она находится в стоково-водосборном бассейне среднего течения Волги, на стыке лесостепной и степной зон, занимая площадь 53,6 тыс. км<sup>2</sup>, что составляет 0,3% всей площади России. На Самарскую область приходится 340 км волжского русла. Зарегулированная Волга образует в области Куйбышевское и Саратовское водохранилища и делит ее территорию на правобережное Предволжье и левобережное Заволжье, площади которых относятся как 1:10. Правобережье области относится к Приволжской возвышенности. Его восточная часть с Жигулевскими горами, ограниченная Усинским заливом Куйбышевского водохранилища и излучиной Волги, называется Самарской Лукой. Самарское Левобережье по характеру рельефа делится на Низменное, Высокое и Сыртовое Заволжье. Низменное Заволжье представляет собой долину, прилегающую к Волге. Высокое Заволжье находится к северу от р. Самара – притока Волги, Сыртовое Заволжье – к югу. Область на севере граничит с Республикой Татарстан, на западе – с Ульяновской, на юге – с Саратовской, на востоке – с Оренбургской областями. Географические координаты Самарской области лежат между 51°47' и 54°41' с.ш., 47°55' и 52°35' в.д. Физико-географические очерки ее можно найти в книгах «Природа Куйбышевской области» (1951, 1990), «Самарская область» (1996).

Согласно «Атласу пресмыкающихся Северной Евразии» (Ананьева и др., 2004), Самарскую область населяют 7 видов змей, включая гадюку Никольского, или лесостепную гадюку *Vipera nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986. В настоящей монографии принимаются как самостоятельные виды 6 из них: обыкновенный уж *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758); водяной уж *N. tessellata* (Laurenti, 1768); обыкновенная медянка *Coronella austriaca* Laurenti, 1768; узорчатый полоз *Elaphe dione* (Pallas, 1773); обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Linnaeus, 1758); восточная степная гадюка *V. renardi* (Christoph, 1861). Гадюку Никольского мы рассматриваем в качестве подвидовой формы обыкновенной гадюки.

Мы благодарим В.П. Вехника (Жигулевск), В.И. Гаранина (Казань), Р.А. Горелова (Самара), А.Е. Губернаторова (Жигулевск), И.А. Евланова (Тольятти), Г.В. Епланову (Тольятти), А.И. Зиненко (Украина, Харьков), А.А. Кириллова (Тольятти), Я. Кучеру (Чехия, Брно), Н.А. Литвинова (Пермь), А.В. Павлова (Казань), А.А. Поклонцеву (Тольятти), А.Н. Пескова (Самара), Е.Е. Соколова (Тольятти), А.И. Файзулина (Тольятти), И.В. Чихляева (Тольятти), Т.И. Яковлеву (Уфа), а также всех других наших коллег и товарищей, которые предоставили информацию для данной монографии и оказали помощь в ее подготовке для печати.

## Глава 1

### К ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ ЗМЕЙ САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ

Обращаясь к ранним периодам истории человечества, можно предположить, что первые сведения о змеях Самарского региона носили прикладной характер. Сталкиваясь с ядовитыми змеями и страдая от их укусов, древние люди пытались узнать больше об их образе жизни и найти эффективные методы лечения пострадавших, передавая накопленные знания потомкам. Змеи издавна использовались для изготовления лекарственных средств, хотя эти средства зачастую не были действительно целебными.

Ибн-Фадлан (X в.) – секретарь посольства багдадского халифа к царю волжских болгар – указывает на змей как тотемических животных в описании путешествия к волжским болгарам. По дороге в Булгар – столицу Волжской Булгарии – Ибн-Фадланом отмечена весной 922 г. на территории нынешней Самарской области, между реками Кондурча и Большой Черемшан, группа башкир, поклоняющаяся змеям (Путешествие Ибн-Фадлана..., 1939). По мнению А.П. Ковалевского (1956), в данном случае речь идет о «подразделениях племени, родовых общинах, кланах» (с. 194), объединенных тотемическим культом.

Адам Олеарий (1603–1671), немецкий путешественник из Саксонии, упоминает «rothbunte Schlangen» – красно-пестрых змей – в записи, относящейся к окрестностям г. Самара. Запись датирована им 27 августа 1636 г. (Olearius, 1663, S. 358–359). Описывая путешествие голштинского посольства в Московию и Персию, он, посольский советник и секретарь, сообщает, что вниз по Волге через милю после Царева кургана «на той же стороне, а именно по левую руку, начинается гора Соковская, которая тянется на 15 верст до Самары; она высока, скалиста и одета в густой лес. По середине горы, приблизительно в 8 верст от города, широкая белая скала образует большое голое место; перед ним по середине Волги мелкий скалистый грунт, которого русские опасаются. Когда мы к полудню приблизились к этому месту, ветер подул нам навстречу, так что нам пришлось бросить якорь и до вечера оставаться на месте. Тем временем две краснопестрые змеи приползли на наш якорь, свисавший до самой воды, обвились вокруг него и поднялись на корабль. Когда наши русские гребцы увидели их, они обрадовались и сказали, что змей безпрепятственно следует пустить наверх, охранять и кормить, так как это не злыя и вредныя, но доброкачественныя змеи, принесшия весть о том, что св. Николай доставит попутный ветер и на некоторое время освободит их, гребцов, от гребли и работы» (цит. по переводу А.М. Ловягина: Олеарий, 1906, с. 382). Из текста ясно, что место, относящееся к описываемым Олеарием змеям, находилось на левом берегу Волги, где сейчас граничат 2 городских района Самары – Кировский и Красноглинский. Упомянутые Олеарием змеи – это, как можно заключить из приведенной цитаты (в частности, по описанным особенностям их окраски), водяные ужи *Natrix tessellata*.

Ряд сведений о змеях Оренбургской губернии приводятся Петром Ивановичем Рычковым (1712–1777), первым членом-корреспондентом Петербургской академии наук (1759), в его «Топографии Оренбургской» (Рычков, 1762). Оренбургская губерния тогда включала в себя часть земель современной Самарской области, но непосредственно на этих землях змеи автором сочинения не отмечаются. В сочинении П.И. Рычкова не используется бинарная номенклатура, хоть и вышло оно позже, чем 10-е издание «Systema Naturae» (Linnaeus, 1758), условная дата публикации которого – 1 января 1758 г. – считается датой исходного пункта зоологической номенклатуры (Международный кодекс..., 2004).

Карл Линней (1707–1778), создавший зоологическую номенклатуру, рассматривал змей и других пресмыкающихся – вместе с земноводными, некоторыми рыбами и круглоротыми – в рамках единого класса Amphibia. Так, в «Systema Naturae» (Linnaeus, 1758) он включил в этот класс 3 отряда: Reptiles, Serpentes и Nantes. Прибегая к современной систематике, можно сказать, что к отряду Reptiles Линнеем отнесены хвостатые и

бесхвостые земноводные, черепахи, имеющие ноги ящерицы, крокодилы, а к отряду Serpentes – безногие земноводные, безногие ящерицы, амфисбены и змеи. В отряд Nantes Линней собрал ряд круглоротых и рыб: сюда вошли миноги, скаты, акулы, химеры, морские черти, осетры. Включение отряда Nantes в класс Amphibia, как писал Павел Викторович Терентьев (1903–1970) (1961, с. 6), «было заблуждением, в которое Линней ввел американский врач Д. Гарден, принявший плавательный пузырь одной из рыб за легкие». Обыкновенный уж и обыкновенная гадюка, представленные и в фауне Самарской области, описаны Линнеем в 10-ом издании «Systema naturae» (Linnaeus, 1758) под названиями *Coluber natrix* и *C. berus* соответственно.

В 1768–1769 гг. на территории нынешней Самарской области работают прибывшие из Петербурга отряды «физических» экспедиций, руководители которых (Иван Иванович Лепехин, Петр Симон Паллас, Иоганн Петер Фальк) в своих публикациях используют бинарную номенклатуру применительно к змеям. Разумеется, русские и латинские названия таксонов у них не всегда совпадают с принятыми в настоящее время. П.В. Терентьев (1957) характеризует полученные этими натуралистами научные сведения об отечественных земноводных и пресмыкающихся как «первые, еще разрозненные, но уже серьезные» (с. 98).

Иван Иванович Лепехин (1740–1802) в первой и второй частях «Дневных записок путешествия» (Лепехин, 1771, 1772) отметил в бассейне Волги и на прилегающих территориях змей, которые идентифицируются как обыкновенный и водяной ужи, медянка, желтобрюхий полоз, степная и обыкновенная гадюки (Бакиев, 2003б). Однако встречи всех этих и других пресмыкающихся упоминаются Лепехиным только за границами нынешней Самарской области.

Петр Симон Паллас (1741–1811), родом из Берлина, описал из Самарской области под биноменом *Coluber melanis* встречающуюся в регионе черную форму гадюки (Pallas, 1771, S. 460), систематическое положение которой уточняется до сих пор, а также отметил здесь два линнеевских вида змей, *C. berus* и *C. natrix* (S. 157). В следующем абзаце приведем описание *C. melanis*, придерживаясь перевода С.И. Волкова и В.Г. Костыгова с латинского языка на русский (Паллас, 1773, с. 16 «Прибавления»):

«Видом, величиною и жалом во рту сходствует с *Coluber berus*. Радужные пленки темноцветные; а зрачки стоят в вертикальном положении с краями серебряного цвета. Верх стана покрывает черный густой цвет, но испод посветлее лоснящийся, который черные пятна, а к бокам и глотке лазоревая проседина, делают дымчатым. Брюховых щитов 148. Хвост короткий конусом: чешуи на нем 27 гнезд. Водится при Волге и Самаре в навозных кучах и смрадных местах».

В третьем томе сводного труда «Zoographia Rosso-Asiatica» Паллас относит гадюк к роду *Vipera*, при этом видовое название *melanis* черной гадюки, описанной из Самарской области, приводится как «VIPERA *Melaenis*» (Pallas, [1814], p. 52). В качестве разновидности *V. melaenis* указывается *V. scytha* (p. 53).

Иоганн (по-шведски Юхан) Петер Фальк (1727–1774), ученик К. Линнея, российский профессор шведского происхождения, был в различных районах бассейна Верхней, Средней и Нижней Волги (1769–1774 гг.). Через Тверь и Новгород он со своим отрядом попал в Москву, далее его путь пролегал через Коломну, Пензу, Сызрань, Саратов, Царицын (Волгоград) и Астрахань на восток – в Зауралье и Западную Сибирь, оттуда через Екатеринбург в Казань, затем опять в Астрахань, из Астрахани в Моздок и обратно – по Волге – в Казань. Записи Фалька, которые оформлялись им в виде систематизированной картотеки, опубликованы благодаря усилиям друзей профессора – И.Г. Георги, К.Г. Лаксмана и Х. Барданеса (Гнучева, 1940; Боркин, 2001; Гаранин, Бакиев, 2004; Носкова, 2007). В третьем томе (Falk, 1786) трехтомного издания его материалов на немецком языке в списке «амфибий» (в класс Amphibia включены не только собственно амфибии, но и черепахи, ящерицы, змеи, минога, осетровые рыбы) указаны линнеевские виды змей: гадюки *C. berus* (езде, особенно в кучах камней и по южной стороне горных ущелий) и *C. prester* (езде, но редко), обыкновенный уж *Coluber natrix* (езде, чаще у воды).

Иоганн Фридрих Гмелин в отредактированном им и дополненном так называемом 13-ом издании линнеевской «Systema Naturae» (Gmelin, 1789), вышедшего уже после смерти Линнея, приводит ранее опубликованные другими авторами описания змей, встречающихся и в Самарской области, в частности, сделанное Палласом описание гадюки *Coluber melanis*.

Иоганн Готтлиб (в России Иван Иванович) Георги (1729–1802), немец родом из Померании, в 1769 г. был приглашен Петербургской академией по рекомендации И.П. Фалька для участия в работе его отряда. Однако после встречи с Палласом в Томске 22 ноября 1772 г. Георги выделяется в полусамостоятельный отряд (Гнучева, 1940; Боркин, 2001). Со своим отрядом он в 1774 г. совершает путешествие вдоль Волги, пересекая нынешнюю Самарскую область (Georgi, 1775). В одной из его работ (Georgi, 1801) упоминаются змеи фауны Самарской области, в том числе и непосредственно в ее границах: обыкновенный уж – *Coluber natrix* (волжские губернии, Кама, Пермь), *C. scutatus*; водяной уж – *C. hydrus* (Каспийское море); медянка – *C. cupreus*; узорчатый полоз – *C. dione* (соленая степь у Каспийского моря); обыкновенная гадюка – *C. melanis* (Средняя и Нижняя Волга, Самара), *C. berus* (Волга, Пермь), *C. prester* (Волга, Кама, Белая), *C. cherssea*, *C. scytha*; восточная степная гадюка – *C. cerastes* (степь от Орла к Тамбову), *C. aspis*.

Ординарный профессор Санкт-Петербургского педагогического института Евдоким Зябловский (1810) сообщает о Симбирской губернии: «Простых зеленых и серых ящериц столь много, что почти нет ни одного куста, в котором не находилось бы такого животного; также не меньше находится простых змей (*Coluber Verus*) и ехидн (*Natrix*), а в навозных кучах водятся еще ядовитые змеи (*Coluber Melanis*)» (с. 266). Приведенная цитата из «Землеописания Российской империи для всех состояний» (часть IV) является переводом на русский язык дневниковых записей П.С. Палласа, относящихся к Самаре и датированных им апрелем 1769 г. (Pallas, 1771, S. 157). Следует напомнить, что в первой половине XIX в. Симбирская губерния включала в себя Самарский уезд. За основу процитированного русского текста о рептилиях Зябловским явно взят перевод С.И. Волкова и В.Г. Костыгова из дважды к тому времени изданной на русском языке первой части «Путешествия по разным провинциям Российской империи» (Паллас, 1773, 1809, с. 236–237).

В начале 1830-х гг. Эдуард Иванович (Карл Эдуард) Эйхвальд (1795–1876), профессор Виленского университета, и Иван Алексеевич Двигубский (1771–1839), профессор Московского университета, публикуют работы, в которых (Eichwald, 1831; Двигубский, 1832) использованы сведения о змеях нынешней Самарской области из «Zoographia Rosso-Asiatica» Палласа (Pallas, [1814]).

Не исключено, что на рубеже XIX и XX столетий посещал Правобережье Самарской области, собирая здесь и данные о змеях, Александр Александрович Браунер (1857–1941) – разносторонний зоолог-систематик, зоогеограф и палеонтолог, автор определителя пресмыкающихся и земноводных Крыма и степной полосы Европейской России (1904). В Зоологическом музее Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (г. Киев) хранятся экземпляры змей из коллекции Браунера со следующими данными на оригинальных этикетках: водяной уж («Рождественское Сингилеевского у. Симб. губ.», 1898 г.), обыкновенная гадюка («Жегули Симб. губ.», VI 1899 г.), обыкновенная медянка («Новодевичье Сингилеевского у. Симб. губ.», 1902 г.), причем во всех трех случаях коллектором в журнале записан «А.А. Браунер» (Доценко, 2003, 2004). Хотя, вероятно, хранящиеся в Киеве эти и другие змеи из Среднего Поволжья не были добыты лично Браунером, а присланы ему кем-либо из его многочисленных «корреспондентов». Информацию об этих змеях Браунер, по всей видимости, не опубликовал.

В очерке «Растительный и животный мир» (Гаврилов, Ососков, 1901) из шестого тома «Среднее и Нижнее Поволжье и Заволжье» многотомного издания «Россия. Полное географическое описание нашего отечества. Настольная книга для русских людей» упоминаются обыкновенный уж (*Tropidonotus natrix*), водяной уж (*Tropidonotus hydrus*), обыкновенная гадюка (*Vipera berus*), степная гадюка (*Vipera Renardi*). При этом информация,

свидетельствующая о находках данных видов именно в современных границах Самарской области, не приводится.

Некоторые из приведенных выше опубликованных сведений используются Александром Михайловичем Никольским (1858–1942) в его сводных работах по низшим наземным позвоночным России (1902, 1905, 1907, 1916).

Б.А. Редько (1915) отмечает ужей *Tropidonotus natrix* в Лебяжьем (ныне Боровом) озере (около с. Преполовенка Безенчукского района). Статья Редько – видимо, первая вышедшая после трудов Палласа публикация, в которой появляются оригинальные сведения о змеях, обитающих непосредственно в границах Самарской области. В упомянутых работах других авторов использовалась только информация, ранее опубликованная Палласом.

Леонид Дмитриевич Мориц (1886–1938) в статье о змеях Северного Кавказа (1916) сообщает, между прочим, что в 1901 г. он в Жигулевских горах Самарской губернии поймал двух полозов и медянку, а также наблюдал в большом количестве обыкновенных ужей и гадюк. Автор использует в качестве иллюстрации фотоснимок обыкновенной гадюки черной формы из Жигулевских гор. Статья Морица содержит, вероятно, первые опубликованные в научной литературе свидетельства обитания в границах современной Самарской области и узорчатого полоза (неверно определенного Морицем как *Coluber quatuorlineatus* var. *sauromates*), и обыкновенной медянки.

Николаем Сергеевичем Щербиновским (1891–1964) в «Дневниках Самарской природы 1916 года» отмечается гадюка на территории нынешнего Октябрьского района г. Самара (Щербиновский, 1919).

В географическом очерке Сызранского уезда Ульяновской губернии (Рыжков, [1926]) сообщается о том, что в уезде «водятся: гадюка, медянка, уж» (с. 25).

Валерианом Семеновичем Бажановым (1930) в списке «гадов», собранных в 1928 г. на территории Бузулукского и Пугачевского уездов бывшей Самарской губернии, указываются 3 вида змей. Уж обыкновенный под латинским названием *Natrix natrix natrix* отмечен в обоих уездах, где его встречаемость обозначена словом «обыкновенно». Гадюка степная с биномиальным названием *Coluber renardi* отмечена в качестве редкого вида в Бузулукском уезде и обыкновенного вида в степи Пугачевского уезда, гадюка обыкновенная *Coluber berus* – в качестве редкого вида в лесу, только в Бузулукском уезде. Надо уточнить, что территория Бузулукского уезда в настоящее время относится к ряду западных районов Оренбургской области и восточных районов Самарской области, а территория Пугачевского уезда – к южным районам Самарской и северо-восточным районам Саратовской областей.

В 1935 г. выходят статья Ивана Сергеевича Башкирова (1900–1980) о реликтовых элементах в фауне Жигулей, где описывается находка узорчатого полоза (на северном пределе распространения в Европе), и материалы по изучению герпетофауны Бузулукского бора Петра Артемьевича Положенцева (1890–1982), причем в последней работе отмечается обыкновенная гадюка на южной границе ареала. М.А. Емельянов в своей популярной книге о Жигулях (1936) упоминает гадюк, медянку и ужа.

В главе о пресмыкающихся и земноводных, «составленной» П.А. Положенцевым (1937) и вошедшей в книгу «Животный мир Среднего Поволжья (полезные и вредные животные)», отмечается обыкновенный уж двух цветовых морф – уж обыкновенный (с желтыми околовисочными пятнами) и уж черный «var. *scutata*» (без желтых околовисочных пятен); здесь же описываются «гладкий уж, или медянка», полоз узорчатый, или «турецкий», «гадюка обыкновенная, или козюлька», гадюка степная, а во втором издании книги (Положенцев, 1941) еще и «уж шахматный, или водяной» – всего 6 видов змей, найденных на территории нынешних Оренбургской и Самарской областей. Водяной уж включен во второе издание «Животного мира Среднего Поволжья» на основании появившейся в журнале «Природа» заметки (Кизерицкий, 1939).

В заметке В.А. Кизерицкого (1939) сообщается о находке водяного ужа в регионе Самарской Луки: «Водяной уж обнаружен нами в конце июня 1938 г. на Волге у с. Переволок и в большом количестве по всему нижнему течению р. Усы от Переволок до устья

против Ставрополя на Волге» (с. 72). Кизерицким приводится список офидиофауны Жигулей из 6 видов. Обыкновенный уж и медянка относятся им к широко распространенным в европейской части СССР видам, обыкновенная гадюка – к северным видам, водяной уж и степная гадюка – к южным, узорчатый полоз – к юго-восточным.

В 1939 г. оформлена рукопись А.Т. Лепина (опубликована в 1990 г.) с обзором низших наземных позвоночных Жигулевского участка Средне-Волжского заповедника и прилегающих территорий. Здесь упомянуты, в частности, обыкновенная гадюка, обитающая близ южной границы ареала, водяной уж и узорчатый полоз – близ северной границы распространения.

Я.Н. Даркшевич с соавторами (1940) описывают Бузулукский бор, отмечая и обитающие в нем виды змей. В 1941 г. выполняется кандидатская диссертация А.С. Мальчевского о позвоночных животных полезных полос Заволжья, где приводится список амфибий и рептилий Тимашевских лесных полос, которые сейчас относятся к Кинель-Черкасскому району Самарской области, в частности, диссертантом отмечается здесь обыкновенная гадюка.

Информация о 6 видах офидиофауны Среднего Поволжья содержится в определителе Павла Викторовича Терентьева и Сергея Александровича Чернова (1949), как и в двух предыдущих изданиях этой книги (1936, 1940). На имеющихся только в третьем издании «картах распространения» через Самарскую область проходят северные границы ареалов водяного ужа и узорчатого полоза, южная граница ареала обыкновенной гадюки.

В 1951 г. издается книга «Природа Куйбышевской области», где в одном из разделов, который написан Екатериной Михайловной Снигиревской, упоминаются змеи (ужи черный, обыкновенный и водяной, медянка, гадюка обыкновенная, узорчатый полоз), встреченные в Куйбышевском государственном заповеднике и в ближайших к нему районах. Краткая информация об офидиофауне этого заповедника приводится в публикации П.С. Бельского (1951), вышедшей в первом томе «Заповедников СССР».

Змеи затрагиваются в книге, посвященной физико-географическому описанию Среднего Поволжья (Мильков, 1953), и в «эконом-географическом очерке» Куйбышевской области (Александрова, 1953). Выходят работы А.П. Райского (1954, 1956) и Я.Н. Даркшевича (1953, 1954, 1956), где называются населяющие Бузулукский бор виды змей.

В работе группы зоологов во главе с Виктором Алексеевичем Поповым (1910–1980) о фауне поймы Волги и Камы до ее затопления водами Куйбышевского водохранилища (Попов и др., 1954) имеются данные об экологии и фенологии медянки, обыкновенного ужа и обыкновенной гадюки. Данные о распространении и экологии наземных позвоночных, в том числе обыкновенного и водяного ужей, в поймах Волжского бассейна приводятся И.С. Туровым (1958).

В октябре 1964 г. в Ленинграде по инициативе П.В. Терентьева проводится герпетологическая конференция, впоследствии получившая название Первой Всесоюзной герпетологической конференции. В сборнике ее материалов под названием «Вопросы герпетологии» (1964) публикуются тезисы доклада Валериана Ивановича Гаранина «К истории изучения герпетофауны Волжско-Камского края» с упоминанием некоторых вышеупомянутых работ, относящихся к змеям.

Позже Гараниным (1976) в сборнике «Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир» опубликована обзорная работа о роли амфибий и рептилий в питании позвоночных животных. В данной работе называются 57 видов позвоночных (рыбы – 4, амфибии – 3, рептилии – 3, птицы – 36, млекопитающие – 21), которые обитают в Волжско-Камском крае и питаются змеями. При этом потребителями обыкновенного ужа являются 45 видов, водяного ужа – 11, обыкновенной медянки – 5, узорчатого полоза – 9, обыкновенной гадюки – 22, степной гадюки – 13.

Сборник «Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне» (1978) включает статью Виктора Михайловича Шапошникова о животных Куйбышевской области, нуждающихся в особой охране, к которым он относит 5 видов змей

– узорчатого полоза, обыкновенную медянку, водяного ужа, обыкновенную и степную гадюк.

Данные о змеях Самарской области используются в «Определителе земноводных и пресмыкающихся фауны СССР» (Банников и др., 1977).

В 1982 г. в Куйбышеве выходит межвузовский сборник со статьей Виктора Георгиевича Барина о герпетофауне Самарской Луки. Автор статьи (Барин, 1982) отмечает на Самарской Луке 5 видов змей (обыкновенный и водяной ужи, узорчатый полоз, медянка обыкновенная, гадюка обыкновенная), приводя сведения об их биотопической приуроченности, морфологии, численности, фенологии, размножении.

В 1983 г. выходит монография В.И. Гаранина (1983), посвященная земноводным и пресмыкающимся Волжско-Камского края, к офидиофауне которого отнесены уж обыкновенный, уж водяной, медянка, полоз узорчатый, гадюка степная, гадюка обыкновенная. В этой монографии наряду с материалами по другим низшим наземным позвоночным (история изучения, история фауны, биология, экология, возможности использования и охраны) приводятся материалы и по змеям.

Публикуется учебное пособие «Охрана животного мира Куйбышевской области» (Горелов, Ланге, 1985), которое содержит краткую информацию о населяющих область змеях 6 видов, и учебное пособие «Природа Самарской Луки» (Бирюкова и др., 1986), где называются 5 видов змей. В сборнике «Амфибии и рептилии заповедных территорий» публикуются сведения об офидиофауне Жигулевского заповедника (Боркин, Кревер, 1987).

В межвузовском сборнике «Охрана животных в Среднем Поволжье» появляются 2 статьи, затрагивающие змей Куйбышевской области. Михаил Степанович Горелов (1988) в своей статье, посвященной редким видам животных в Среднем Поволжье, называет редкими в области видами ужа водяного и полоза узорчатого, крайне редким видом – гадюку степную, а также отмечает тенденцию снижения в области численности обыкновенной медянки и обыкновенной гадюки. В.М. Шапошников и В.П. Жуков (1988) сообщают новые данные об экологии узорчатого полоза и дают рекомендации по его охране на Самарской Луке.

В 1990 г. издается книга «Природа Куйбышевской области», в которой раздел о земноводных и пресмыкающихся, написанный М.С. Гореловым, содержит очерки 6 видов змей, населяющих область. В 1992 г. в бюллетене «Самарская Лука» публикуются 3 статьи, содержащие информацию о змеях Самарской области: одна (автор М.С. Горелов) посвящена низшим наземным позвоночным, нуждающимся в охране (из змей – это водяной уж, узорчатый полоз и степная гадюка), другая статья (М.С. Горелов и соавторы) – состоянию популяции гадюки обыкновенной, третья (В.П. Жуков) – изменчивости щиткования узорчатого полоза на Самарской Луке.

В Германии – в серии «Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas» – продолжают издаваться многотомные монографические материалы о рептилиях и амфибиях Европы. В 1993 г. выходит очередной том, в котором публикуются видовые очерки змей, отмечаемых в сводных очерках и на территории Самарской области: обыкновенной медянки (Engelmann) и узорчатого полоза (Obst, Ščerbak).

После того, как СССР прекратил свое существование, происходят распад прежних внутрисоюзных связей, падение активности или даже исчезновение ряда герпетологических центров и групп в бывших советских республиках. В книге «Ядовитые змеи» С.В. Кудрявцев и С.В. Мамет (1998) пишут: «Со времени распада Союза, в пределах его бывших границ, произошли многочисленные и существенные изменения, касающиеся не только политики и экономики, но и всех остальных сфер человеческой деятельности. В рассматриваемой нами сейчас области с сожалением приходится констатировать:

- распад имевшейся системы сбора статистической информации по укусам ядовитых змей;
- разрушение многолетних межреспубликанских связей между институтами и специалистами в области изучения змеиной опасности;

- сокращение объемов исследовательских и научно-практических работ в этой области во всех субъектах бывшего СССР;
- распад существовавшей системы специализированных серпентариев и закрытие большинства из них...» (с. 5).

Возвращаясь к упомянутой выше Первой Всесоюзной герпетологической конференции (Ленинград, 1964 г.), следует отметить, что после нее в СССР было проведено еще 6 подобных конференций (Ленинград – 1966, 1973, 1977 гг.; Ашхабад – 1981 г.; Ташкент – 1985 г.; Киев – 1989 г.). Материалы их – кроме Второй Всесоюзной герпетологической конференции – были опубликованы в сборниках под названием «Вопросы герпетологии» (1964, 1973, 1977, 1981, 1985, 1989) и не содержали оригинальных данных о змеях Самарской области, хотя отдельные публикации имели косвенное отношение к названным пресмыкающимся. Например, из автореферата доклада В.И. Ведмедери (1981) о подвидах степной гадюки в СССР можно заключить, что данную область населяет подвид *Vipera ursinii renardi*.

Герпетологи распавшегося Советского Союза не собирались 11 лет (последняя Всесоюзная герпетологическая конференция прошла в 1989 г., а Первый съезд Герпетологического общества им. А.М. Никольского состоялся лишь в 2000 г.). Поэтому особое значение имела инициатива сотрудников Института экологии Волжского бассейна РАН по созыву Первой конференции герпетологов Поволжья в г. Тольятти в ноябре 1995 г., открывшей цикл герпетологических конференций на базе ИЭВБ РАН и соответствующих сборников публикаций. Вторая конференция герпетологов Поволжья состоялась в ноябре 1999 г., третья такая конференция прошла, как и Международная конференция «Змеи Восточной Европы», в феврале 2003 г., Четвертая конференция герпетологов Поволжья – в октябре 2007 г. Были изданы сборники материалов каждой из четырех упомянутых конференций. Кроме этого, в Тольятти в 1995–2007 гг. вышло из печати 10 выпусков сборника научных трудов «Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии». Материалы Четвертой конференции герпетологов Поволжья выпущены не самостоятельным тематическим изданием, а в 10-ом выпуске «Актуальных проблем герпетологии и токсикологии».

В тольяттинских 5-ти конференциях и 14-ти сборниках приняли участие российские герпетологи из Астрахани, Барнаула, Волгограда, Воронежа, Екатеринбурга, Жигулевска, Иваново, Ижевска, Казани, Калуги, Краснодара, Липецка, Махачкалы, Москвы, Нижнего Новгорода, Новосибирска, Оренбурга, Пензы, Перми, Петрозаводска, Ростова-на-Дону, Самары, Санкт-Петербурга, Саранска, Саратова, Сыктывкара, Тамбова, Тольятти, Тулы, Улан-Удэ, Ульяновска, Уфы, Хабаровска, Элисты, а также специалисты из Бельгии (Антверпен), Германии (Гейдельберг, Дармштадт), Чехии (Брно, Карловы Вары) и «ближнего» зарубежья – Беларуси (Гродно, Минск), Украины (Киев, Львов, Мелитополь, Симферополь, Харьков, Черновцы, Ялта), Казахстана (Алматы) и Таджикистана (Душанбе). На страницах названных 14-ти сборников, изданных в Тольятти, опубликовано 361 сообщение, при этом змеи Самарской области в той или иной степени затрагиваются в 56 сообщениях. Последние посвящены: ядопродуктивности, свойствам ядов и укусам гадюк (Бакиев и др., 1995а; Гелашвили и др., 1995; Мурзаева и др., 1995; Романова и др., 1995; Хомутов, 1995; Копылов, Бакиев, 2001; Романова, 2004; Маленев и др., 2006а, 2007а), распространению, фаунистике, синантропизации и охране змей (Бакиев и др., 1995б, 1996а, 2001а, 2003б; Гаранин, 1995а, б, 2006; Магдеев, Бакиев, 1995; Горелов, 1996а; Бакиев, Маленев, 1999а; Гаранин, 1999; Бакиев, Песков, 2004; Бобров, Варшавский, 2007; Песков, 2007), истории их изучения (Гаранин, 2000), паразитам (Евланов и др., 1995; Евланов, 1999; Кириллов, Евланов, 1999а, б; Кириллов и др., 2003а–в; Кириллов, 2004, 2006; Кириллов, Кириллова, 2007), морфологии, экологии, физиологии и поведению (Магдеев, 1995; Павлов и др., 1995; Бакиев, 1999; Бакиев, Кренделев, 1999; Трохименко, Бакиев, 1999; 2003; Литвинов, Ганщук, 2003; Трохименко, 2003, 2004; Большакова, Бакиев, 2005), истории формирования современной офидофауны (Шапошников, 1999; Ратников, 2005), филогении и систематике

гадюк (Бакиев и др., 1999б, 2000; Зиненко, 2003; Калябина и др., 2003; Мильто, 2003б; Песков и др., 2003а; Старков, Уткин, 2003; Ефимов и др., 2007), змеям Самарской области в музейных коллекциях (Бакиев, Иванова, 2004; Доценко, 2004).

Назовем некоторые публикации, которые вышли в этот период в других изданиях. В сообщениях А.Г. Бакиева и соавторов (1994) приводится информация о деятельности Тольяттинского серпентария, А.Г. Бакиева и Д.В. Магдеева (1995) – о фауне змей Самарской Луки, Д.В. Магдеева и С.И. Павлова (1995) – о возможности использования степной гадюки в качестве индикатора состояния степных биотопов, А.А. Кириллова и И.А. Евланова (1998) – о возможности использования гельминтов обыкновенного ужа для мониторинга наземных биоценозов, А.Г. Бакиева и А.Л. Маленева (1999б) – о регламентации размерно-полового состава отлавливаемых для серпентариев обыкновенных гадюк, А.Г. Бакиева и А.Л. Маленева (2000) – о подготовке раздела «Пресмыкающиеся» для Красной книги Самарской области. Выходит методическое пособие «Пресмыкающиеся Среднего Поволжья» (Бакиев, Маленев, 1996) с видовыми очерками змей. Появляются учебные пособия под названием «Самарская область», зоологические разделы которых, написанные М.С. Гореловым (1996б, 1998), содержат краткую информацию о змеях 6 видов. Составляется список нуждающихся в охране земноводных, пресмыкающихся и млекопитающих Ставропольского района Самарской области, куда попадают и змеи: водяной уж, узорчатый полоз, медянка, гадюка Никольского (Вехник, Саксонов, 1998). А.Г. Бакиевым (1998) на базе исследований в бассейне Средней Волги и экспериментальных работ в серпентарии защищается кандидатская диссертация «Эколого-фаунистическое исследование змей Среднего Поволжья, экологические основы охраны офидиофауны и рационального использования ядовитых видов в регионе». В учебном пособии О.Н. Вареновой и соавторов (1999) сообщается о встречах в биотопах Царева кургана обыкновенного ужа и гадюки Никольского. Появляются публикации о состоянии охраны гадюк в Среднем Поволжье (Бакиев, Гафарова, 1999), о питании и гельминтофауне ужей на Самарской Луке (Бакиев, Кириллов, 2000), о содержании и эксплуатации обыкновенной гадюки в Тольяттинском серпентарии (Маленев и др., 2000), о протеолитической активности яда содержащихся здесь гадюк (Мурзаева и др., 2000), о формировании современной герпетофауны Самарской области (Шапошников, 2000). В материалах к докладу «Состояние природного и культурного наследия Самарской Луки» издаются статьи Д.В. Магдеева (1999) «Анализ состояния популяций амфибий и рептилий Самарской Луки», А.Г. Бакиева и соавторов (1999а) «Таксономический состав и некоторые морфологические особенности змей Среднего Поволжья и Самарской Луки», А.А. Кириллова и И.А. Евланова «Характеристика гельминтофауны обыкновенного и водяного ужей Самарской Луки».

Надо заметить, что в конце 1990-х гг. опубликованы сводные работы, относящиеся к герпетофауне Европы (Atlas of amphibians..., 1997; Gruschwitz u. a., 1999; Kabisch, 1999), бывшего СССР (Ананьева и др., 1998) и России (Орлова, Семенов, 1999). В этих работах использованы данные о змеях, населяющих Самарскую область.

В декабре 2000 г. в Пушино проходит Первый съезд Герпетологического общества имени Александра Михайловича Никольского, сборник материалов съезда издается в 2001 г. под тем же названием («Вопросы герпетологии»), что и сборники тезисов Всесоюзных герпетологических конференций (1964–1989 гг.). В числе 172 сообщений в сборнике опубликовано 4 сообщения, которые касаются змей Самарской области (Бакиев и др., 2001в; Гаранин, 2001; Завьялов и др., 2001; Шапошников и др., 2001). Общество им. А.М. Никольского образовано в 1991 г. (на учредительном съезде в Пушино). Решение о создании общества принято в 1989 г. на Седьмой Всесоюзной герпетологической конференции в Киеве, общество утверждено при РАН в 1993 г.

Между Первым и Вторым съездами Герпетологического общества им. А.М. Никольского публикуются: материалы научной конференции «Самарский край в истории России» со статьями, касающимися змей (Бакиев, 2001; Кириллов и др., 2001; Песков, 2001; Трохименко, Бакиев, 2001); учебное пособие «Герпетология» в двух частях (Гаранин,

Павлов, 2001, 2002), где использованы относящиеся к Самарской области данные о змеях; 2 издания методического пособия «Земноводные и пресмыкающиеся Самарской области» (Бакиев, Файзулин, 2001, 2002а); методическое пособие «Паразиты позвоночных животных Самарской области» в двух частях (Евланов и др., 2001, 2002) с обобщенными данными о гельминтах змей; библиография по земноводным и пресмыкающимся Волжского бассейна В.И. Гаранина и А.Г. Бакиева (2002); методическое пособие для студентов о низших наземных позвоночных Самарской и Ульяновской областей (Бакиев и др., 2002а); справочные пособия И.В. Губернаторовой и А.Е. Губернаторова (2002а, б) с популярной информацией о змеях Самарской Луки; пособие А.В. Павлова и Р.И. Замалетдинова (2002), в котором приводятся характеристики 6 видов змей Татарстана и прилежащих территорий, включающих Самарскую область; сборник «Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги», в котором содержатся данные о змеях Самарской области (Бакиев, Файзулин, 2002б); сообщения о состоянии охраны рептилий в Самарской и Ульяновской областях (Бакиев и др., 2001б), герпетофауне островов Саратовского водохранилища (Бакиев, 2003в), гибели от автотранспорта (Бакиев, 2003а) и фенологии пресмыкающихся Жигулевского заповедника (Песков и др., 2003б). Проходят успешные защиты кандидатских диссертаций Александра Александровича Кириллова (2002) «Гельминты пресмыкающихся Среднего Поволжья (фауна, экология, биоиндикация)» и Андрея Николаевича Пескова (2003а) «Гадюки (*Serpentes, Viperidae, Vipera*) Волжского бассейна: фауна, экология, охрана и прикладное значение», в которых уделяется внимание змеям Самарской области.

Материалы Второго съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского не издавались. Этот съезд был совмещен с проходившим в августе 2003 г. в Санкт-Петербурге 12-м съездом Европейского герпетологического общества (12<sup>th</sup> Ordinary General Meeting of Societas Herpetologica Europaea). В материалах последнего – сборниках тезисов (Programme & Abstracts, 2003) и статей (Herpetologia Petropolitana, 2005) – имеются работы с данными, относящимися к змеям Самарской области: об их гельминтах и трофических потребителях (Бакиев, 2003, 2005), термобиологии (Litvinov, Ganshchuk, 2003, 2005), истории современной фауны (Milito, Zinenko, 2003, 2005; Ratnikov, 2003), распространении и охране (Pestov, 2003; Tabachishin et al., 2003).

Учебное пособие «Разнообразие змей» (Дунаев, Орлова, 2003) содержит сведения о систематическом положении, распространении, экологии и природоохранном статусе таксонов, представленных в экспозиции Зоомузея МГУ, в том числе всех видов, населяющих Самарскую область. Выходят сообщение С.В. Ганшук и Н.А. Литвинова (2002) со сравнительной характеристикой температуры тела змей Предуралья и Самарской области и статья А.Г. Бакиева и В.Ю. Ратникова (2003), посвященная истории формирования ареала узорчатого полоза и современному распространению вида в Волжском бассейне. В статье А.Г. Бакиева и соавторов (2003а) детально рассматривается история офидиологических исследований, относящихся к Жигулевскому заповеднику, а также приводятся данные о местах встреч в заповеднике обыкновенного ужа, медянки, узорчатого полоза и обыкновенной гадюки за 1984–2002 гг. «Атлас пресмыкающихся Северной Евразии» (Ананьева и др., 2004) включает свежую информацию по систематике, распространению и природоохранному статусу змей фауны Самарской области. Выходит монография «Змеи Волжско-Камского края» (Бакиев и др., 2004) с описанием подвида восточной степной гадюки – гадюки Башкирова *Vipera renardi bashkirovi* (Гаранин и др., 2004) и обобщенными данными о змеях по Среднему Поволжью. В очередном томе из серии «Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas» (2005) появляются очерки о гадюках обыкновенной (Nilson u. a., 2005), Никольского (Бакиев u. a., 2005) и Ренарда (Joger, Dely, 2005) со сводными материалами с территории Европы. Защищается кандидатская диссертация по экологии и охране ужей Волжского бассейна (Чугуевская, 2005). Выходит каталог герпетологической коллекции Зоомузея Саратовского государственного университета (Завьялов и др., 2006), в которой представлены обыкновенные гадюки из Самарской области. Публикуется статья о генетической дивергенции гадюк Поволжья (Великов и др., 2006). Издается

таксономический каталог низших наземных позвоночных Российской Федерации (Кузьмин, Семенов, 2006).

В октябре 2006 г. в Пушино проходит Третий съезд Герпетологического общества им. А.М. Никольского. Опубликованные материалы съезда (Вопросы герпетологии, 2008) содержат 2 сообщения, в которых упомянуты змеи, обитающие в Самарской области: «О размножении змей Волжского бассейна» (Бакиев, 2008б), «Микроклиматические условия обитания рептилий Волжского бассейна» (Литвинов, Ганщук, 2008).

В разных изданиях появляются статьи и тезисы: о роли змей Волжского бассейна в питании позвоночных животных (Бакиев, 2007); о формировании фауны ужей (Бакиев, Ратников, 2007) и гадюк (Бакиев и др., 2007) Волжского бассейна; о проекте «Проходы под дорогами для мелких наземных животных» (Горелов, 2007); о ферментативной активности яда обыкновенной гадюки из двух популяций Среднего Поволжья (Зайцева и др., 2007); о темной окраске рептилий как термоадаптации (Литвинов, 2007); о токсичности яда обыкновенных гадюк из различных пунктов ареала (Маленев и др., 2007б); о современном состоянии и статусе охраны гадюк в Волжско-Камском крае (Pavlov, Bakiev, 2007); о природоохранных задачах зоопарков на примере рептилий Волжского бассейна (Бакиев, 2008а); о размножении обыкновенного ужа в Волжском бассейне (Бакиев, 2008в); о террариуме Самарского зоопарка (Песков, Киселев, 2008); о современной зоологической номенклатуре и систематике рептилий Волжского бассейна (Бакиев, 2008г). Публикуются материалы об особенностях генетической структуры (Ефимов и др., 2008а, б), биологии, экологии и токсинологии гадюк Волжского бассейна (Бакиев и др., 2008а, б), о биоценологических связях гельминтов позвоночных животных юга Среднего Поволжья (Кириллов и др., 2008), о роли особо охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия змей Среднего Поволжья (Кривошеев, 2008), о перспективах использования змеиных ядов (Мурзаева и др., 2008), о биохимических свойствах яда гадюк (Зайцева, 2009; Шуршина, 2009; Шуршина и др., 2009), о термобиологии обыкновенной гадюки (Литвинов, Ганщук, 2009), о проведении выставок низших наземных позвоночных в Самарской области (Песков и др., 2009), о змеях в коллекции ИЭВБ РАН (Бакиев и др., 2009в; Поклонцева, 2009), о линьке восточной степной гадюки (Шуршина, Поклонцева, 2009). Публикуется монография В.Ю. Ратникова (2009) «Ископаемые остатки современных видов земноводных и чешуйчатых пресмыкающихся как материал для изучения истории их ареалов» с материалами об ископаемых остатках степной гадюки у верховьев р. Домашки. В учебном пособии В.П. Ясюка (2009) гадюка Никольского включается в фауну Самарской области как самостоятельный вид из Красной книги России. Выходит том «Красной книги Самарской области», посвященный животным (2009), с очерками водяного ужа (Бакиев и др., 2009б), обыкновенной медянки (Магдеев, 2009), узорчатого полоза (Шапошников), восточной степной (Бакиев и др., 2009а) и обыкновенной (Маленев и др., 2009а) гадюк. В последнем очерке отмечается, что в Самарской области «обыкновенная гадюка представлена популяциями, совмещающими в себе признаки двух подвидов – номинативного *Vipera berus berus* и лесостепного (гадюки Никольского) *V. b. nikolskii*» (с. 233).

Заканчивая главу, приведем опубликованные периодизации герпетологических исследований двух более обширных регионов, чем Самарская область, в состав которых она входит (Гаранин, 1983; Боркин, 2003).

В.И. Гаранин (1983) подразделяет исследования герпетофауны Волжско-Камского края на 3 периода. Первый период – фаунистических исследований – начинается с первого издания «Топографии Оренбургской» (Рычков, 1762) и охватывает около 160 лет, до 1920-х гг., второй период – фаунистических и экологических исследований – заканчивается в 1950-х гг., третий период – экологических и биогеоценологических исследований – занимает последние десятилетия.

Л.Я. Боркиным (2003) выделяются в нашей стране (под которой им понимается и Российская империя, и Советский Союз, и Российская Федерация) 6 периодов развития герпетологии:

- 1) период предыстории (от Киевской Руси до начала XVIII в.);
- 2) переходный до-линнеевский период (до выхода в 1758 г. 10-го издания «Systema Naturae» или, точнее, до применения бинарной номенклатуры);
- 3) период становления герпетологии, разделенный предполагаемым годом издания «Zoographia Rosso-Asiatica» (Pallas, [1814]) на этап академических экспедиций из Петербурга (эпоха Палласа) и этап географической диверсификации центров герпетологических исследований (под диверсификацией Л.Я. Боркин подразумевает увеличение разнообразия);
- 4) период оформления герпетологии как самостоятельной дисциплины, включающий этапы (эпохи) А.А. Штрауха (1860–1895 гг.) и А.М. Никольского (1895–1918 гг.);
- 5) период советской герпетологии, состоящий из двух этапов: этапа институционального роста, или эпохи Терентьева – Чернова (начинается, по мнению Боркина, в 1921 г.) – с двумя подэтапами, разделенными 1949 г., когда появилось третье издание определителя Терентьева и Чернова, – и этапа ее расцвета (1965–1991 гг.), начало которому положили создание Герпетологического комитета при АН СССР и проведение герпетологической конференции в Ленинграде (1964 г.);
- 6) период постсоветской герпетологии.

Боркин (2003) при выделении периодов в развитии отечественной герпетологии «старался использовать как когнитивные, так и институциональные черты» (с. 8). Разумеется, эта периодизация, как и схема Гаранина (1983), упрощает ход реальной истории.

Применительно к исследованиям змей Самарской области следует отметить ряд особенностей, относящихся к последней четверти XX в. Интерес к дальнейшему изучению этих рептилий в Самарском регионе (после многолетнего отсутствия новых оригинальных материалов в печати) инициировали публикации сотрудников и студентов Куйбышевского государственного университета (Шапошников, 1978; Баринов, 1982; Шапошников, Жуков, 1988; Жуков, 1992), Казанского государственного университета (Гаранин, 1983), Куйбышевского педагогического института (Горелов, Ланге, 1985; Горелов, 1988, 1990, 1992; Горелов и др., 1992). Резкий рост количества публикаций о змеях Самарского региона начинается в 1995 г., что во многом обусловлено проведением герпетологических конференций на базе ИЭВБ РАН (с изданием соответствующих материалов) и периодическим выходом сборника научных трудов «Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии» в г. Тольятти.

В конце XX – начале XXI вв. изучением змей Самарской области занимаются не только герпетологи из Тольятти и Самары, но и их коллеги из других городов России – Воронежа, Жигулевска, Казани, Москвы, Нижнего Новгорода, Перми, Пушино, Санкт-Петербурга, Саратова, Ульяновска, Южно-Сахалинска, а также специалисты из других стран – Германии, Украины, Чехии.

## Глава 2 ВИДОВЫЕ ОЧЕРКИ

В Самарской области достоверно обитают змеи, которые относятся к 6 видам, объединенным в 4 рода из 2 семейств.

Подотряд Змеи – Serpentes Linnaeus, 1758

Семейство Ужеобразные – Colubridae Oppel, 1811

Род Настоящие ужи – *Natrix* Laurenti, 1768

1. Обыкновенный уж – *N. natrix* (Linnaeus, 1758)

2. Водяной уж – *N. tessellata* (Laurenti, 1768)

Род Медянки – *Coronella* Laurenti, 1768

3. Обыкновенная медянка – *C. austriaca* Laurenti, 1768

Род Лазающие полозы – *Elaphe* Fitzinger, 1832

4. Узорчатый полоз – *E. dione* (Pallas, 1773)

Семейство Гадюковые – Viperidae Bonaparte, 1840

Род Гадюки – *Vipera* Laurenti, 1768

5. Обыкновенная гадюка – *V. berus* (Linnaeus, 1758)

6. Восточная степная гадюка, или гадюка Ренарда – *V. renardi* (Christoph, 1861).

Ниже приведена определительная таблица. Рядом с номером тезы указан в скобках номер соответствующей антитезы.

1(8). Голова покрыта сверху крупными, симметрично расположенными щитками. Зрачок круглый.

2(5). Чешуя туловища с резко выраженными продольными ребрышками.

3(4). Шов между межчелюстным и межносовыми щитками не короче шва между межчелюстным и первым верхнегубным. На висках имеются обычно хорошо выраженные желтые, оранжевые или беловатые пятна. Верхнегубных щитков, как правило, 7. Окраска брюшной поверхности белая, серая, черноватая; в окраске брюха отсутствуют желтые, оранжевые, розовые и красные тона. – Обыкновенный уж *Natrix natrix*.

4(3). Шов между межчелюстным и межносовыми щитками короче шва между межчелюстным и первым верхнегубным. Светлых височных пятен нет. Верхнегубных щитков, как правило, 8. Окраска брюшной поверхности от желтоватой и оранжевой до розовой и красной (с черными пятнами). – Водяной уж *Natrix tessellata*.

5(2). Чешуя гладкая или с нерезкими ребрышками.

6(7). Темная полоска по бокам головы проходит от ноздри через глаз и угол рта к шее. Вокруг середины тела не более 20 чешуй, обычно 19. Спинные чешуи гладкие и блестящие. – Обыкновенная медянка *Coronella austriaca*.

7(6). Темная полоска по бокам головы проходит от глаза до угла рта. Количество чешуй вокруг середины тела не менее 21, обычно 25. Спинные чешуи со слабыми продольными ребрышками. – Узорчатый полоз *Elaphe dione*.

8(1). Голова покрыта сверху многочисленными мелкими щитками, имеются только три крупных щитка: лобный и два теменных. Зрачок вертикальный.

9(10). Ноздря всегда в середине носового щитка. Верхнебоковой край морды тупой. Межчелюстной щиток обычно соприкасается с 2 маленькими (апикальными) щитками на верхней поверхности морды. – Обыкновенная гадюка *Vipera berus*.

10(9). Ноздря, как правило, расположена не в середине носового щитка, а ближе к его нижнему краю. Верхнебоковой край морды заострен. Межчелюстной щиток обычно соприкасается с одной апикальной чешуйкой. – Восточная степная гадюка *Vipera renardi*.

В видовых очерках для обозначения внешних морфологических признаков змей использованы следующие сокращения:

*L.* – длина тела у выпрямленного животного от кончика морды до переднего края клоакального отверстия;

*L. cd.* – длина хвоста от переднего края клоакального отверстия до кончика хвоста;

*h<sub>2</sub> Lab.* – высота второго верхнегубного щитка;  
*h<sub>3</sub> Lab.* – высота третьего верхнегубного щитка;  
*h n. r.* – высота носомежчелюстного щитка;  
*L. n. r.* – ширина носомежчелюстного щитка;  
*L. fr.* – длина лобного щитка;  
*Lat. fr.* – ширина лобного щитка;  
*Sq.* – количество чешуй вокруг середины тела (без хвоста), не считая брюшных;  
*Ventr.* – количество брюшных щитков от первого вытянутого поперек щитка на горле до анального щитка, не считая последнего;  
*A.* – анальный щиток;  
*Scd.* – количество пар подхвостовых щитков, не считая анального;  
*Lab.* – количество верхнегубных щитков на одной стороне тела;  
*Temp.* – число височных щитков в первом и втором (разделяются знаком «+») рядах;  
*C. oc.* – количество мелких щитков вокруг глаза, не считая надглазничных щитков.

В конце каждого видового очерка приведена информация об экземплярах змей, добытых в Самарской области, из коллекции Института экологии Волжского бассейна Российской академии наук (ИЭВБ РАН) по состоянию на 30 декабря 2008 г. Эти экземпляры индивидуально проэтикетированы и хранятся в банках, в 70%-ном растворе этилового спирта. В каждой банке находится один экземпляр или несколько экземпляров, относящихся к одному виду и объединенных временем и местом добычи. Коллекционные экземпляры характеризуются в конце каждого видового очерка следующим образом. Сначала приводится инвентарный номер, состоящий из номера банки (выделен жирным шрифтом) и (после косой черты) номеров экземпляров, находящихся в этой банке. Отмечен половой и размерно-возрастной состав находящихся в банке экземпляров. Например, запись «1 **F. ad.**, 2 **M. sad.**, 3 **S. juv**» означает, что в банке находятся 1 взрослая самка, 2 молодых самца, 3 сеголетка или годовика неизвестного пола. Далее указаны даты и место сбора, фамилия и инициалы коллектора. В случае, если змеи родились в неволе, то указан коллектор, отловивший в природе самку, от которой получено потомство. Коллекция змей ИЭВБ РАН хранится в лаборатории герпетологии и токсикологии.

## 2.1. Обыкновенный уж *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758)

Вид описан К. Линнеем под названием *Coluber nartix*. Оригинальное написание указания на типовую территорию вида: «Habitat in Europa» (Linnaeus, 1758, p. 220), т.е.: «Обитает в Европе». Уточненная типовая территория (*terra typica restricta*) – Швеция. Ограничение типовой территории было произведено на основании изучения типового материала (Mertens, Müller, 1928, S. 50).

Переходя к синонимике и забегая вперед, обозначим свою точку зрения, которой мы придерживаемся в настоящее время: обыкновенный уж *Natrix natrix* представлен в Самарской области только номинативным подвидом – *N. n. natrix*. Латинские синонимы для региона мы приводим из работ, которые отмечены в главе 1.

*Coluber natrix* – Pallas, 1771: 157; [1814]: 35; Falk, 1786: 413; Georgi, 1801: 1881; Зябловский, 1810: 266.

*Tropidonotus natrix* – Гаврилов, Ососков, 1901: 94, 95; Никольский, 1905: 203; Редько, 1915: 95; Мориц, 1916: 7.

*Natrix natrix scutata* – Банников и др., 1977: 252; Боркин, Даревский, 1987: 140; Гаранин, 1995а: 22; Ананьева и др., 1998: 495, 2004: 165; Бакиев, 1998: 16; Бакиев и др., 1999а: 201; Дунаев, Орлова, 2003: 142; Павлов и др., 2004в: 29; Трохименко, 2004: 133; Чугуевская, 2005: 69.

*Natrix natrix tessellata* – Магдеев, 1999: 196.

**Описание.** По данным В.Г. Барина (1982), размеры самок обыкновенного ужа достигают на Самарской Луке 1140 мм, самцов – «более 950» (материалы за 1971–1979 гг.).

Нами (1979–2009 гг.) в Самарской области отмечена максимальная длина (*L.*) 930 и 610 мм у самок и самцов соответственно.

Внешние морфологические признаки обыкновенных ужей из левобережной популяции [Кинельский и Борский районы (1999–2003 гг.)] и правобережной популяции [Волжский район (2001, 2003 г.)] Самарской области изучала Н.М. Трохименко (2003, 2004), она же Чугуевская (2005). Ею «по четырем меристическим признакам получены следующие результаты. Для ужей, отловленных в соседних Кинельском и Борском районах ( $n=63$ ) значения признаков составили: *Temp.* 1+1 – 7,96%, 1+2 – 46%, 1+3 – 29,38%, 1+4 – 15,87, 1+5 – 0,79; *Lab.* 7/7 – 98,4%, 7/6 – 1,68%; *Sq.* 19 – 95,24%, 17 – 4,76%; *A.* 1/1 – 95,25%, 1 – 1,58%, 2/1 – 3,17%. Для ужей, отловленных в Волжском районе ( $n=74$ ), значения таковы: *Temp.* 1+1 – 2,03%, 1+2 – 71,62%, 1+3 – 16,9%, 1+4 – 8,78%, 1+5 – 0,67%; *Lab.* 7/7 – 98,65%, 7/6 – 1,35%; *Sq.* 19 – 100%; *A.*: 1/1 – 100%» (Чугуевская, 2005, с. 75).

Сравнение внешних морфологических признаков у самок и самцов из этих популяций (табл. 1) позволило ей (Трохименко, 2004; Чугуевская, 2005) выявить статистически достоверные различия:

1) для самок между лево- и правобережной выборками по средним значениям количества брюшных щитков *Ventr.* ( $P<0,001$ ), подхвостовых щитков *Scd* ( $P<0,05$ ) и по индексам *L.cd./L.+L.cd.* ( $P<0,001$ ), *Ventr./Scd.* ( $P<0,05$ );

2) для самцов между лево- и правобережной выборками по средним значениям количества брюшных щитков *Ventr.* ( $P<0,001$ ) и подхвостовых щитков *Scd.* ( $P<0,05$ );

3) между самками и самцами в обеих популяциях по средним значениям: индексов *L.cd./L.+L.cd.*, *L./L.cd.*, *Ventr./Scd.* и количества подхвостовых щитков *Scd.* ( $P<0,001$ );

4) между самками и самцами в левобережной популяции по средним значениям брюшных щитков *Ventr.* ( $P<0,001$ ).

Таблица 1

Внешние морфологические признаки самок и самцов обыкновенного ужа в лево- (Л) и правобережной (П) выборках из Самарской области ( $n$ ,  $M\pm m$ ,  $min-max$ ) (по: Трохименко, 2004; Чугуевская, 2005)

Пол	Выборка	Признаки				
		<i>Ventr.</i>	<i>Scd.</i>	<i>L.cd./L.+L.cd.</i>	<i>L./L.cd.</i>	<i>Ventr./Scd.</i>
Самки	Л	21	19	19	19	19
		174,1±0,85 167–181	57,3±1,29 38–64	0,176±0,0035 0,133–0,195	4,72±0,132 4,12–6,50	3,07±0,086 2,68–4,39
	П	22	21	21	21	21
		169,6±1,3 157–182	60,8±1,1 53–70	0,189±0,0026 0,174–0,218	4,43±0,112 3,60–6,21	2,8±0,057 2,35–3,30
Самцы	Л	42	38	38	38	38
		178±0,8 169–189	69,7±0,64 61–82	0,209±0,0015 0,19–0,248	3,79±0,028 3,4–4,25	2,54±0,025 2,15–2,9
	П	52	46	46	46	46
		171,7±0,76 153–185	67,2±0,57 57–73	0,208±0,0023 0,18–0,286	3,84±0,033 3,49–4,54	2,56±0,027 2,26–3,03

Имеющиеся у нас данные о внешней морфологии обыкновенного ужа в Самарской области полностью вписываются в отмеченные выше лимиты.

У змей данного вида межносовой щиток имеет более или менее трапециевидную форму, его ширина больше высоты. Шов между межчелюстным и первым верхнегубным щитками не длиннее шва между межчелюстным и межносовым. Чешуя спины и боков туловища имеет отчетливо выраженные продольные ребрышки. Чешуя хвоста со слабо развитыми ребрышками или гладкая. Зрачок круглый. Общая окраска спинной стороны

тела может варьировать от полностью черной до светло-серой и оливковой с темными пятнами и полосами, либо без них (рис. 1). Брюшная сторона окрашена в беловатые, сероватые и черноватые тона.

Добавим, что указываемый многими авторами внешний отличительный, издали видимый признак обыкновенного ужа – это два симметрично расположенных в височно-затылочной части головы светлых пятна. Иногда эти пятна бывают размытыми или даже отсутствуют. В отдельных популяциях Самарской области процент таких особей – без затылочно-височных светлых пятен – довольно велик. Так, по устному сообщению В.Г. Барина, у 9% из 146 обследованных им обыкновенных ужей на Самарской Луке и прилегающих к ней островах светлые пятна отсутствовали.

Общая окраска тела, а также расположение, форма и окраска височно-затылочных пятен, ряд признаков фоллидоза послужили основой для описания подвидов обыкновенного ужа.

**Систематика.** Обыкновенный уж имеет сложную внутривидовую систему. Выделялось до 13 подвидов (Mertens, 1947; Thorpe, 1975, 1980, 1984a, b; Банников и др., 1977; Kabisch, 1999), которые до сих пор признаются некоторыми специалистами валидными: *N. n. natrix* (Linnaeus, 1758), *N. n. scutata* (Pallas, 1771), *N. n. helvetica* (Lacepede, 1789), *N. n. persa* (Pallas, 1814), *N. n. sicula* (Cuvier, 1829), *N. n. cetti* Gene, 1838, *N. n. astreptophora* (Seoane, 1884), *N. n. corsa* (Hecht, 1930), *N. n. syriaca* (Hecht, 1930), *N. n. schweizeri* Müller, 1932, *N. n. lanzai* Kramer, 1970, *N. n. gotlandica* Nilson et Andren, 1981, *N. n. fusca* Cattaneo, 1990. К. Кабиш (Kabisch, 1999) предлагает формально различать 4 подвида: подвид *N. n. natrix* (включает формы *natrix*, *persa*, *schweizeri*, *scutata*, *syriaca*, *gotlandica*), *N. n. helvetica* (включает формы *helvetica*, *astreptophora*, *sicula*, *lanzai*), *N. n. cetti* и *N. n. corsa*.

П.В. Терентьев и С.А. Чернов (1949) указывали для бывшего СССР 2 подвида – *N. n. natrix* и *N. n. persa*, причем, как следует из приведенных авторами сведений, в Самарской области и Волжском бассейне в целом распространен только типичный подвид *N. n. natrix*. А.Г. Банников с соавторами (1977), признавая восточный подвид *N. n. scutata*, предложили различать на территории, относящейся к Волжскому бассейну, вместо одного типичного подвида 2 формы подвидового ранга – *N. n. natrix* и *N. n. scutata*: «У *N. n. natrix* окраска сверху светло-серая, темно-серая или оливковая с 4–6 продольными рядами мелких пятен или вовсе без них. Края спинных чешуй, как правило, светлые. Лимонно-желтые височные и следующие за ними черные пятна обычно хорошо выражены. Брюшных щитков 163–186, подхвостовых – 53–78. Распространен <...> на большей части европейской территории СССР, исключая Заволжье <...>. *N. n. scutata* (Pallas, 1771) сверху обычно черный, почти черный или темно-оливковый. Желтые или оранжево-желтые височные пятна раздельны, сливаются друг с другом, реже отсутствуют вовсе. Следующая за ними пара черных пятен слабо выражена или отсутствует. Отдельные чешуйки с беловатыми краями по бокам передней части тела нередко образуют более или менее выраженные поперечные ряды. Продольные ряды темных пятен на теле выражены или отсутствуют. Брюшных щитков 167–188, подхвостовых – 56–75 пар. Населяет Заволжье <...>» (с. 252). Оба названных подвида впоследствии признаются российскими герпетологами – авторами известных сводок (Боркин, Даревский, 1987; Ананьева и др., 1998, 2004; Дунаев, Орлова, 2003). Тем не менее, В.И. Гаранин (1983) пишет, что только один – номинативный – подвид – встречается в Волжско-Камском крае, а в сводке С.Л. Кузьмина и Д.В. Семенова (2006) восточная и персидская формы относятся к номинативному подвиду в качестве внутривидовых цветовых форм.

Уточним, что типовая территория *N. n. scutata* – это река Урал (до 1775 г. – Яик) в пределах Казахстана, откуда П.С. Палласом (Pallas, 1771) описана «щитистая змея» (цит. по переводу С.И. Волкова и В.Г. Костыгова: Паллас, 1773, с. 14 «Прибавления») *Coluber scutatus*. При описании *C. scutatus* Паллас (Pallas, 1771) указывает количество брюшных (190) и подхвостовых щитков (до 50), не вписывающееся в указанные А.Г. Банниковым и соавторами (1977) лимиты для подвида *N. n. scutata*, но подходящее к водяному ужу *N.*

*tessellata* (соответственно 162–193 и 47–86). Необходимо подчеркнуть, что первописание данного таксона подходит не столько к восточной форме *scutata* обыкновенного ужа *N. natrix*, сколько к темной форме водяного ужа *N. tessellata*. Темная окраска, как известно, типична для водяных ужей в Среднем Поволжье (Бакиев, 2004а). Попытаемся аргументировать свою точку зрения. Во-первых, при описании *Coluber scutatus* Палласом (Pallas, 1771) не указывается на наличие у змеи данного вида светлых височных пятен, являющихся характерными, хотя и говорится о том, что по виду змея «*facies Natricis*» (S. 459), т.е. сходна с обыкновенным ужом. Во-вторых, Паллас отмечает, что брюшная сторона у *Coluber scutatus* покрыта глянцевыми черными щитками, через один чередующимися с желтовато-белыми по краям щитками, что создает шахматный рисунок: «*Subtus scuta polite atra, sed paria alterna, alterutra extremetate flavescenti-alba, tessulatum ventrem reddunt*» (S. 459). По нашим данным, такая окраска больше подходит для описания вентральной стороны тела водяного ужа. У обыкновенного ужа желтые оттенки в большинстве случаев вообще отсутствуют в окраске брюха, а брюшные щитки выглядят как грязно-белые с черными пятнами, причем пятна на щитке могут занимать как срединное, так и краевое положения.

В работе Р. Мертенса (Mertens, 1947) отмечаются следующие лимиты количества пар подхвостовых щитков обыкновенного ужа: для номинативного подвида 53–78, для восточного подвида 56–75. Позже в определителе А.Г. Банникова с соавторами (1977) приводятся эти же цифры. К. Кабиш (Kabisch, 1999) также указывает близкие минимальные и максимальные варианты: 53–78 и 56–73 соответственно. Таким образом, значения данного признака у восточного подвида полностью входят в лимиты, указанные для номинативного подвида. В Волжско-Камском крае, включающем зону интерградации (наложения) двух подвидов, у обыкновенного ужа выявлены еще более широкие пределы варьирования признака – от 48 до 82 пар (Павлов и др., 2004в). Очевидно, количество подхвостовых щитков не является диагностическим признаком, на основании которого можно различать номинативный и восточный подвиды, поскольку оно у этих подвидов перекрывается, что следует из указанных выше лимитов.

А.М. Никольский (1916, с. 49) выделил 5 цветовых форм *N. natrix*, в том числе «*Natrix natrix natrix* L. Сзади головы желтый, оранжевый, реже белый ошейник, чаще разделенный по середине шеи на две половины; сзади он оторочен широкой черной поперечной полосой; иногда ошейника не бывает, но черная полоса постоянна», «*Natrix natrix scutata* Pall. (*Tropidonotus natrix* var. *nigra* Nordm.) Сверху черного цвета, снизу в черных и белых пятнах», «*Natrix natrix atra* Eichw. Как сверху, так и снизу черного цвета». Первый из трех тип окраски характерен для номинативного подвида, второй и третий – для восточного.

Поскольку окраска верха тела служит важным таксономическим признаком при подвиновом определении, следует остановиться на ее возрастных изменениях. В результате наблюдений, проведенных в условиях террариума, установлено, что окраска отдельных особей после первых линек заметно темнеет. Так, из яиц, отложенных в террариуме самкой с темной окраской восточной формы, появилось 8 ужей. Все ужи перед первой линькой имели окраску, характерную для более светлой – номинативной формы. У 6 из них покровы темнели после каждой линьки, и они превратились в темных особей с признаками восточного подвида. Остальные 2 выросших экземпляра сохранили светлую ювенильную окраску покровов, которая периодически изменялась, тускнея перед приближающимися линьками (Бакиев, 1998). В связи с отмеченными индивидуальными изменениями у обыкновенного ужа, очевидно, следует при описании окраски – для изучения внутривидовой структуры – отбирать только половозрелые экземпляры, причем без признаков приближающейся линьки (в частности, не учитывать особей с помутневшими глазами).

Обратимся к изменчивости окраски обыкновенного ужа в зависимости от температуры и влажности. По мнению Н.В. Морозенко (2003) и И.Е. Табачишиной (2004) эта изменчивость подтверждает правило Глогера. С таким мнением вряд ли можно согласиться на основании данных из Волжского бассейна. Закономерность изменения окраски в зависимости от климатических факторов под названием правила Глогера относится к

гомойотермным животным (змеи же пойкилотермны) и заключается в следующем. «В пределах одного вида или группы близких видов пигментация выражена сильнее (окраска темная и насыщенная) у особей, обитающих в областях с теплым и влажным климатом, и слабее (окраска светлая, тусклая) – в местностях с холодным и сухим климатом» (Биологический энциклопедический..., 1986, с. 143). Если следовать правилу Глогера, то надо ожидать, что в Волжском бассейне относительное число ужей с черным верхом тела и оранжевыми височными пятнами (признаки характерны для восточного подвида) будет увеличиваться по мере повышения температуры с севера на юг и по мере увеличения осадков с востока на запад. Однако тенденция увеличения темных особей более или менее отчетливо просматривается только в направлении с запада на восток, а не наоборот. Иначе подвид *N. n. scutata*, фигурирующий в списке амфибий и рептилий фауны СССР (Боркин, Даревский, 1987) под русским названием «Восточный уж» (с. 149), оказался бы не на востоке ареала, а ближе к западу. Приуроченность меланистов данного вида к территориям с летним недостатком влаги отмечается и в других регионах. Так, Н.Н. Щербак (1964) отмечает: «Картирование мест находок меланистических пресмыкающихся на Украине показывает, что меланисты обыкновенных ужей чаще встречаются в зоне степи» (с. 79).

Х.А. Аль-Завахра (1992, 1997), собиравшая материал на территории Татарстана, пришла к выводу о том, что обыкновенный уж в Татарстане представлен этими двумя подвидами. Она указывает на следующие различия номинативной и восточной форм. Восточная форма *N. n. scutata* имеет более темную окраску спинной стороны – черная (19,7%), почти черная (25,9%) и темно-оливковая (54,3%). Номинативная форма *N. n. natrix* окрашена в темно-серые (59,8%), серые (16,5%) и оливковые (17,9%) тона с наличием, как правило, нескольких продольных рядов темных пятен. Наряду с общей «темноокрашенностью» восточной формы, она также характеризуется более ярким и контрастным цветом затылочных пятен: ярко-оранжевые (60,2%), оранжево-желтые (13,5%), намного реже светло-желтые и беловатые оттенки. Кроме этого, среди *N. n. scutata* полностью черные, не имеющие затылочных пятен особи, могут составлять значительную долю – более 20%. У ужей номинативной формы конфигурация и окраска пятен более размыты, их цвет варьирует от желто-оранжевого (31,3%), желтого (50,7%) до беловатого (10,9%). У указанных подвидов, помимо цвета пятен, проявляются различия в их конфигурации и расположении: в отличие от номинативного подвида, у которого значительная доля особей обладает полулунными или почти соединенными пятнами (более 50%), у *N. n. scutata* обычны особи с хорошо разделенными пятнами (52%). Для восточного подвида характерны более крупные пятна (у 63% особей окраска заходит в задневисочные щитки, задние надгубные пластинки и на первые брюшные щитки). Аль-Завахра выявила статистически достоверные различия между *N. n. natrix* и *N. n. scutata* по ряду признаков, в частности, по количеству чешуй вокруг середины тела *Sq.* и числу брюшных щитков *Ventr.* (табл. 2).

Таблица 2

Сравнение признаков фolidоза *Natrix natrix natrix* и *N. n. scutata* в Татарстане  
(по: Аль-Завахра, 1992, 1997)

Пол	Признак	<i>N. n. natrix</i>			<i>N. n. scutata</i>			<i>t</i>
		<i>n</i>	<i>min-max</i>	$X \pm m$	<i>n</i>	<i>min-max</i>	$X \pm m$	
самцы	<i>Sq.</i>	36	18–19	18,97±0,02	38	18–20	18,66±0,06	4,92
	<i>Ventr.</i>	36	154–214	177,40±1,00	38	160–183	173,50±0,8	3,04
самки	<i>Sq.</i>	31	18–19	18,07±0,06	43	17–20	18,55±0,11	4,00
	<i>Ventr.</i>	31	164–197	175,80±1,14	43	167–178	172,2±0,48	2,92

За основу для выделения подвидов Аль-Завахра (1992, 1997) взяла окраску спины ужей. Но описание окраски покровов является весьма субъективным. Так, 61 обыкновенный уж (21,8%) из 280 отобранных имел такой промежуточный вариант окраски двух подвидов

(Бакиев, 1998), который при желании можно отнести к одному или другому подвиду. В данном случае ужи были отловлены в Среднем Поволжье, все отобранные экземпляры были половозрелыми и без признаков приближающейся линьки.

Учитывая изложенное выше, мы признаем обитающих в Самарской области обыкновенных ужей различных форм относящимися к одному – номинативному *N. n. natrix* – подвиду, считая восточную форму его внутривидовой формой. При этом соглашаемся с замечанием из сводки С.Л. Кузьмина и Д.В. Семенова (2006): «Очевидно, что для выделения подвидов обыкновенного ужа на российской территории и в прилегающих районах необходимы специальные комплексные исследования» (с. 79–80).

**Распространение.** Обыкновенный уж – одна из наиболее распространенных змей Палеарктики. Ареал простирается от Англии, юга Фенноскандии до Северо-Западной Африки, Малой Азии, Забайкалья и Северного Китая (Ананьева и др., 1998, 2004; Мильто, 2003а).

Змеи данного вида встречаются во всех районах Самарской области. Географические привязки находок в 96 точках можно найти в «Материалах к кадастру земноводных и пресмыкающихся Самарской области» (Бакиев, Файзулин, 2002б).

**Стации и обилие.** Обыкновенные ужи зимуют в норах грызунов, карстовых пустотах, под пнями, в навозных кучах, в жилых и нежилых постройках. В теплое время года места обитания очень разнообразны и обычно приурочены к увлажненным участкам. Наибольшее количество встреч в целом приходится на берега рек водоемов (рис. 2). В Самарской области змеи данного вида отмечены на островах Саратовского водохранилища (Баринов, 1982; Бакиев, 2003в). Заселяя антропогенные и урбанизированные ландшафты, обыкновенный уж проявляет себя как выраженный синантроп. Он встречается в черте городов Самара, Тольятти, Сызрань, Октябрьск, Жигулевск, Новокуйбышевск, Чапаевск, Нефтегорск, Отрядный (Бакиев и др., 2002б, 2003б).

Во многих случаях обыкновенные ужи, обитающие летом во влажных местах, отправляются на зимовку в более сухие места. Обыкновенный уж отличается относительно высокой миграционной активностью, связанной не только с сезонными перемещениями от мест и к местам зимовки, но и с наличием кормов, нахождение которых зависит от степени влажности биотопов. В связи с этим встречаемость ужей в течение сезона активности может очень значительно меняться как у мест зимовки, так и в местах образования временных водоемов.

Для Самарской Луки и прилежащих островов Саратовского водохранилища на основании учетов 1971–1979 гг. плотность населения оценивается В.Г. Бариновым (1982) по числу встреченных особей и средней дальности их обнаружения. Оцененная плотность составляет от 3,0 (с. Бахилова Поляна – утес Шелудяк) до 90,0 (о. Кольцовский) экз./га (табл. 3).

М.С. Горелов (1990, 1996) сообщает, что в мае 1972 г. на юге Самарской Луки, на 6-ти километровой участке в районе Вислого Камня, зоологами Самарского пединститута было отмечено 11 обыкновенных ужей. Д.В. Магдеев (1999) считает, что на Самарской Луке наблюдается тенденция к уменьшению численности вида. Он пишет: «Так, в районе Змеинового озера численность ужа, по данным наших учетов, в 1973 г. составила 19 экз., в 1983 г. – 16,5 экз., в 1989 г. – 11 экз., 1996 г. – 7,1 экз. на 500 м учетного маршрута. По нашему мнению, это связано с особенностями трофики ужа. Питаясь водными амфибиями, ужи аккумулируют в своем организме значительные количества канцерогенных веществ, что ведет к изменениям физиологии внутренних органов и сказывается на репродуктивных способностях особей из "загрязненных" популяций» (с. 196).

Около границы Волжского и Ставропольского районов, у того же Змеинового затона, где Гореловым (1990, 1996) и Магдеевым (1999) отмечаются низкая встречаемость вида, 1 мая 2001 г. на трансекте 5×200 м, идущей вдоль берега, мы отловили и промерили 35 обыкновенных ужей, т.е. в пересчете на гектар плотность, по нашим данным, составила 350 экз. В Новинском бору (Самарская Лука, Волжский район Самарской области) 2 мая 2001 г.



Рис. 1. Обыкновенный уж



Рис. 2. Стация обыкновенного ужа (Шигонский р-н, окрестности с. Усолъе)

Обилие обыкновенного ужа на Самарской Луке и прилежащих островах (по: Баринов, 1982)

Место проведения учета	Общая длина учетных маршрутов, км	Среднее число особей на 1 км маршрута	Средняя дальность обнаружения, м	Плотность населения особей, 1 га
с. Бахилова Поляна – утес Шелудяк (Жигулевский заповедник)	36,0	2,4	8	3,0
Холодный овраг	4,5	2,0	4	5,0
район пос. Гудронный	21,0	9,0	5	18,0
район кордона Чурокайка	6,0	4,0	4	10,0
берег Волги – с. Ширяево – с. Гаврилова Поляна	32,0	7,0	12	5,8
район с. Выползово, с. Шелехметь (Змеиный затон)	16,0	22,0	6	36,7
о. Кольцовский	1,5	18,0	2	90,0
о. Екатериновский	2,3	22,2	3	74,0
о. Бахиловский	2,0	20,0	4	50,0

на трансекте 5×2000 м, идущей вдоль асфальтированного шоссе, нами были отловлены и промерены 24 ужа, т.е. 24 экз./га, а на прилегающем участке самого шоссе протяженностью 2 км отмечено 26 мертвых ужей (24 ужа, раздавленных автотранспортом, и 2 мертвых ужа без признаков травмирования).

Н.М. Чугуевская (2005) приводит результаты своей оценки фактической плотности и биомассы обыкновенного ужа на Самарской Луке в окрестностях с. Шелехметь (Самарская область, Волжский район) на участке площадью 4 га (2000×20м). Первичный отлов, промеры и мечение она проводила 1 мая 2001 г. В первый день ею было отловлено и помечено 32 особи, при повторном отлове – 6 мая – было найдено 49 ужей, из них трое с метками. Оцененное с помощью индекса Линкольна общее число обыкновенных ужей на данном участке равно 522, что в пересчете на 1 гектар составляет 130 особей. Биомасса определялась Чугуевской как произведение средней массы отловленных обыкновенных ужей на оцененное их общее число в пределах исследованного участка. Средняя масса одного обыкновенного ужа, по ее расчетам, была равна 45,6 г. Оцененная биомасса составила 5,9 кг/га.

**Сезонная и суточная активность.** В Ставропольском районе Самарской области, на Самарской Луке, мы наблюдали активных обыкновенных ужей с 11 апреля (1995 г.) по 4 ноября (1996 г.) (Бакиев, 1998; Песков и др., 2003б). В.Г. Баринов (1982) сообщает, что обыкновенный уж на территории Самарской Луки выходит с зимовки в апреле, а уходит на зимовку «в конце сентября-октября». Период активности обыкновенных ужей в Волжско-Камском крае длится в среднем 124 дня, что примерно равно количеству безморозных дней и совпадает с периодом активности объектов питания вида (Гаранин, 1983), массовый выход весной происходит в конце апреля – начале мая, а к местам зимовки ужи обычно отправляются, начиная с середины августа (Павлов и др., 2004в). В Жигулевском заповеднике, по литературным (Песков и др., 2003б) и нашим неопубликованным данным,

Обыкновенный уж ведет, главным образом, дневной образ жизни. Продолжительность и характер суточной активности зависят от погоды. При теплой погоде первые встречи отмечались нами в 7–8 часов утра, последние – между 21 и 22 часами. Весной и осенью этот временной интервал значительно сужается. Для ясных жарких дней характерна двухпиковая суточная активность – с утренним (9–12 час.) и вечерним (17–20 час.) пиками. На ночь и при ненастной погоде днем ужи прячутся в укрытия, которыми служат кучи листьев,

нагромождения камней, стога сена, щели между бревнами мостов и т.д. (Бакиев, 1998; Павлов и др., 2004в).

**Термобиологические исследования.** Материалы из Самарской области использованы в публикации Н.А. Литвинова (2004) при сравнении данных по Камскому Предуралью и Среднему Поволжью. В Камском Предуралье цифровой материал получен Литвиновым на большой выборке из 390 ужей с территорий Кунгурского, Кишертского, Уинского, Суксунского и Чайковского административных районов Пермской области в 1999–2003 гг. Средняя температура грунта, выбираемого обыкновенными ужами в течение всего активного периода, составляет  $23,7 \pm 0,28^\circ\text{C}$  при минимуме  $11,1^\circ$  и максимуме  $40,0^\circ$ . Средняя температура тела (измеренная в пищеводе) за весь период активности оказалась равной  $25,3 \pm 0,17^\circ$  при минимуме  $13,6^\circ$  и максимуме  $33,2^\circ$ .

При изучении соотношения температуры тела и среды Литвинов использует понятие «абсолютного температурного оптимума». Под «абсолютным температурным оптимумом» он понимает такую температуру тела, при малейшем изменении которой у змеи возникает потребность включить поведенческую реакцию (механизм терморегуляции), чтобы воспрепятствовать дальнейшему изменению этой температуры. Такая температура не измеряется экспериментально, а вычисляется. Для этого все полученные за время полевых работ температуры субстрата (возможно использование и температур воздуха) разбиваются на классы вариационного ряда. Каждому значению внешней температуры соответствует своя температура тела животного, отмеченного на этом субстрате. Получаются среднестатистические значения внешних и внутренних температур для каждого из этих классов. Две кривые на графике, построенном на основе расчетов, перекрещиваются в определенной точке, которая, по мнению Литвинова, и соответствует температуре «абсолютного оптимума». Температурные кривые субстрата и тела (для всех ужей из Камского Предуралья за 5 лет измерений в течение всего сезона активности) перекрещиваются в точке, соответствующей  $25,5^\circ$ . При сравнении весеннего и летнего абсолютных температурных оптимумов оказывается, что летний оптимум в  $30,7^\circ\text{C}$  (июнь-август) превышает весенний (апрель-май) в  $25,1^\circ$ . Значение корреляционного отношения между температурами тела ужей в Камском Предуралье за весь период активности и субстрата равно  $0,48 \pm 0,04$  ( $P < 0,001$ ), между температурами тела и приземного воздуха –  $0,46 \pm 0,08$  ( $P < 0,001$ ). Материал по термобиологии обыкновенного ужа в Среднем Поволжье (объем выборки равен 60 экз.) собран Литвиновым в Мелекесском районе Ульяновской области и Волжском районе Самарской области (Самарская Лука) в апреле-мае 2001 и 2003 г. Средняя температура тела оказалась равной  $26,1 \pm 0,55^\circ$ , что на  $1,1^\circ$  выше, чем у обыкновенных ужей в это же время года в Предуралье ( $P < 0,05$ ). Причем, весной ужи из Среднего Поволжья выбирают грунт со средней температурой  $20,8 \pm 0,52^\circ$ , а ужи из Прикамья –  $24,0 \pm 0,31^\circ$ . Добровольный минимум ужей в Среднем Поволжье по температуре тела составляет  $16,0^\circ$ , максимум –  $32,4^\circ$ . По температуре субстрата минимум для этих змей определен в  $14,2^\circ$ , максимум – в  $34,3^\circ$ . Точка пересечения температурных кривых температуры субстрата и тела – точка «абсолютного оптимума» – соответствует  $27,0^\circ$ . Значение корреляционного отношения между температурами тела и субстрата равно  $0,72 \pm 0,07$  ( $P < 0,01$ ), между температурами тела и приземного воздуха –  $0,93 \pm 0,02$  ( $P < 0,001$ ) (Литвинов, 2004).

Некоторые данные по термобиологии обыкновенного ужа на территории Волжского бассейна имеются в диссертационной работе Н.М. Чугуевской (2005). Так, на выборках, полученных в дельте Волги в дни массового выхода с зимовки (г. Астрахань, 30 апреля – 1 мая 2004 г.,  $n=5$ ) и на Самарской Луке после окончания периода спаривания ужей (Самарская область, Волжский район, окрестности с. Шелехметь, 19–20 мая 2003 г. и 27 мая 2004 г.,  $n=39$ ), определены следующие значения температурных показателей. Для дельты Волги средняя арифметическая температуры в пищеводе равна  $19,7 \pm 0,37^\circ$  при лимитах  $18,1$  и  $21,5^\circ$ , температура поверхности субстрата –  $16,8 \pm 0,78^\circ$  при лимитах  $15,1$  и  $19,3^\circ$ . Для

Самарской Луки температура в пищеводе равна  $27,9 \pm 0,37^\circ$  при лимитах 21,5 и  $32,3^\circ$ , температура поверхности субстрата –  $20,4 \pm 0,45^\circ$  при лимитах 14,8 и  $24,9^\circ\text{C}$ .

Любопытно, что у обыкновенного ужа беременные самки поддерживают более низкую и менее постоянную температуру тела по сравнению с небеременными самками (Isaac, Gregory, 2004). Известно, что в условиях периодического отклонения факторов среды в пределах экологической нормы вида наблюдается ускорение эмбрионального развития моллюсков, костистых рыб и земноводных (Кузнецов, 2005). Возможно, такая же закономерность имеет место и у змей.

См. также раздел «Размножение».

**Размножение.** По литературным данным, в Саратовской области половозрелость у самцов наступает на третьем, а у самок – на четвертом году жизни. У достигших половозрелости особей длина около 50 см (Шляхтин и др., 2005б). В Центральном Предкавказье обыкновенные ужи становятся половозрелыми на третьем году жизни при длине 400–500 мм (Тертышников, 2002).

С.В. Косов и Л.П. Шкляр (1981) на основании своих наблюдений в Белоруссии установили, что начало спаривания обыкновенных ужей в апреле-мае связано с переходом температур воздуха весной через  $15\text{--}16^\circ$ . По нашим данным, в Самарской области спариваются обыкновенные ужи около мест зимовки, примерно с 20 апреля до 10 мая. Массовое спаривание у них обычно происходит в последних числах апреля и первых числах мая, чаще всего на обогреваемых солнцем склонах, полянах, опушках и вырубках. Тогда можно встретить пары и группы, до 30–35 особей, обыкновенных ужей. В отмеченных «клубках» самок всегда меньше. Наиболее привлекательны, по-видимому, крупные самки: вокруг одной крупной самки могут собраться до 10–15 самцов. В.А. Киреев (1983) пишет: «Преобладание в клубках самцов помогает сохранить самку для продолжения рода. Этот способ выработался в процессе эволюции у некоторых видов змей. Если во время спаривания какой-нибудь хищник нападет на змей, то первой его жертвой окажется самец, а самки успеют скрыться» (с. 76).

Спариваются ужи в светлое время суток, самая поздняя вечерняя находка спаривающихся ужей отмечена нами в 20 часов 10 минут (20 апреля 2001 г., Самарская область, Шигонский район, окрестности с. Муранка). Копуляция продолжается от 30 минут (Щербак, Щербань, 1980) до часа и более, причем время копуляции обратно пропорционально линейной разнице размеров спаривающихся особей (Luiselli, 1996). По нашим данным из Самарской области, длина тела ( $L$ ) самой мелкой из спаривающихся самок равна 410 мм, самого мелкого спаривающегося самца – 480 мм, хотя в брачных «клубках» попадаются самцы еще мельче – с длиной тела от 390 мм. Известно, что мелкие половозрелые самцы редко спариваются в природе, поскольку у обыкновенного ужа имеет место конкуренция между самцами за самку. Более крупные из них отесняют конкурентов от самки и поэтому чаще копулируют по сравнению с мелкими. Как подчеркивает Л. Луизелли (Luiselli, 1996), именно размеры, а не возраст у обыкновенного ужа определяют репродуктивный успех самца. По сведениям из Западной Европы половозрелость у самок наступает на 4–5 год жизни, у самцов – на третий (Madsen, 1983); в некоторых популяциях обыкновенные ужи становятся половозрелыми только в возрасте 6–8 лет (Luiselli et al., 1997). По мнению Г.В. Шляхтина и соавторов (2005б), в Саратовской области самки становятся половозрелыми на четвертый год жизни, самцы – на третий. Можно предположить, что разная скорость созревания разнополых особей (как и более частое участие в спаривании крупных самцов, а, следовательно, главным образом старых) способствует формированию родительских пар за счет животных разного возраста, разных генераций. Следствием этого является восстановление генофонда популяции, даже в том случае, если в отдельных генерациях генофонд окажется существенно нарушенным (Шварц, 1980). Не исключено, что в отдельных случаях самки созревают уже на третьем году жизни. Во всяком случае, среди спаривающихся самок попадаются весьма мелкие: как показывают наши данные из

Самарской области – с длиной тела от 410 мм – и данные В.А. Кривошеева (2006) из Ульяновской области – от 398 мм.

В природе кладки яиц обыкновенных ужей обнаруживаются со второй декады июня. По нашим наблюдениям, самки, пойманные беременными, откладывают яйца в условиях террариума во второй половине июня. В.Г. Баринов (1982) пишет, что откладка яиц на Самарской Луке происходит в июне-июле. Яйца откладываются в гнилую древесину, кучи перегноя, листвы, гниющего тростника, а около жилья человека – в навоз, слежавшееся сено, т.е. во влажные места, где происходит гниение и поддерживается высокая температура. Как правило, кладки находятся в укрытиях с достаточной влажностью, куда не попадают прямые лучи солнца, поскольку через пергаментную оболочку яиц легко теряется влага, что приводит к их гибели от обезвоживания под солнечными лучами и при низкой влажности. Только что отложенные яйца покрыты секретом яйцеводов, который, подсыхая, склеивает их, уменьшая влагопотери. В местах склеивания оболочки тоньше, в результате чего может осуществляться обмен запасом влаги в кладке. Кладка каждой самки обычно состоит из склеенных в виде четок яиц, которые лежат в 1–2 слоя.

По имеющимся данным, в Волжско-Камском крае количество откладываемых яиц колеблется от 4 до 29 и в определенной степени зависит от размеров самки: большое их количество откладывают только крупные особи. Размеры яиц (16–57×8–29 мм) и их масса (1,0–7,5 г) сильно варьируют, значительно увеличиваясь при достаточной влажности в процессе развития (Павлов и др., 2004в). В.Г. Баринов (1982) пишет, что на Самарской Луке самка откладывает от 9 до 28 яиц, имеющих размеры 17–20×10–16 мм. Дополнив сведения Баринова нашими данными, можно сказать, что в Самарской области самки обычно откладывают по 7–28 яиц размерами 17–35×10–20 мм. Меньшие размеры – по сравнению с нормально развивающимися яйцами – имеют неоплодотворенные яйца, их еще называют «жировыми». Они имеют сморщенную поверхность и желтый цвет.

Иногда несколько самок откладывают яйца в одном месте. Такое скопление кладок – 182 яйца – было обнаружено нами 2 июля 1981 г. у восточной границы Самарской области (с. Колтубанка Бузулукского района Оренбургской области), в гниющем мусоре. П.Л. Аммон (1928, с. 50) сообщает, что в 1913 г. в Тульской губернии «в бывш. имении Залеман, на северной окраине Пригородной Засеки, близ Киевского шоссе» яйца ужа обыкновенного «в оранжерее, в навозе» встречались «буквально сотнями». На территории Вологодской области – в речном бассейне Шексны, около гривы Селище – на лесной поляне лежала брошенная толстая дверь площадью 90×140 см, под которой найдено свыше 1200 яиц, не считая яичные оболочки «генераций прошлых лет» (Верещагин, Громов, 1947, с. 72). В кучах старого навоза в Игимском бору (Мензелинский район Татарстана) в 1967 и 1968 г. обнаружены скопления кладок (398 и 254 яйца), здесь же найдено более 400 пустых оболочек яиц, отложенных в предыдущие годы (Гаранин, 1983).

Эмбрион обыкновенного ужа в день откладки яйца вполне сформирован. Тело эмбриона в яйце свернуто в спираль из пяти витков. Покровы прозрачные, через них хорошо различимы внутренние органы. Очень велики относительные размеры сердца. В месте своего расположения сердце образует выступ, по размерам почти равный голове. При температуре инкубации +28° первые движения эмбриона в ответ на прикосновения к нему отмечаются на 18 день развития (Шабашова, 1987).

Яйца ужей выдерживают при инкубации очень большие перепады температур – кратковременное падение до 10°C и повышение до 55°C (Кудрявцев и др., 1991, 1995). Однако гибель яиц происходит при длительном охлаждении и чрезмерной влажности, т.е. в холодные и дождливые сезоны, яйца при этом поражаются грибами. В неудачно выбранных местах при снижении уровня влажности кладка полностью или частично высыхает.

Кладки, полученные от пойманных в Самарской области и содержащихся в неволе самок, мы помещали в термостат. Инкубация в термостате при 28–30°C и влажности воздуха 90–100% длилась от 29 до 35 суток. Вышедшие из яиц в террариуме ужи имели размеры (*L.*) 145–175 мм. В природе в августе месяце встречаются сеголетки с длиной туловища 120–195

мм. Змеи, родившиеся в неволе, в первые дни, пока не рассосался желточный мешок, отказываются от пищи. Отдельные особи начинают самостоятельно питаться только через 3–4 недели после выхода из яиц. У обследованных нами сеголетков из природы желудки всегда были пусты. Вероятно, что в природе значительная часть ужат вообще не питаются до выхода из первой зимовки.

У обыкновенного ужа в связи с ростом в неволе в зимнее время наблюдаются необычные темпы роста и ускоренное достижение половой зрелости; при благоприятных температурных условиях наблюдается откладка яиц и появление из них молоди в необычное время – осенью и зимой (Черномордилов, 1951). В условиях неволи с использованием искусственной зимовки или даже незначительного охлаждения от обыкновенных ужей можно получать 2 полноценные кладки в год и даже более (Кудрявцев и др., 1991, 1995).

Попытки осеннего спаривания (сентябрь 1995 и 1996 г.) обыкновенных ужей отмечены нами в Богатовском районе Самарской области. О спаривании змей данного вида с 12 по 28 августа 1979 г. в Большечерниговском районе Самарской области сообщает В.Ю. Власов (1983). В.А. Попов и соавторы (1954) упоминают «интересное наблюдение проф. Л.М. Митропольского, который в окрестности Казани недалеко от болота в смешанном лиственном лесу встретил 25 августа 1949 года спаривающихся ужей» (с. 59). С.А. Рябовым (2004) отмечены 2 спаривания 21 сентября 2003 г. в Тульской области, в окрестностях Ясной Поляны по берегу реки Воронки, при солнечной погоде, причем в обоих случаях среднего размера самцы копулировали с крупными самками (более 1 м длиной).

Нередко яйца ужей считаются сельскими жителями «петушиными», либо «гадючьими». По этому поводу И.А. Двигубский (1817) пишет: «Ужинья яйца, находимые в навозе, подали повод простому народу выдумать смешную сказку, что будто петухи несут сии яйца, из коих и рождаются змеенки» (с. 21). Нами отмечены многочисленные случаи целенаправленного уничтожения «гадючьих яиц» дачниками на Самарской Луке.

См. также раздел «Термобиологические исследования».

**Линька.** В течение сезона активности у обыкновенного ужа происходит не менее трех линек – весенняя, летняя и осенняя. Молодые и больные взрослые особи, как показывают наши наблюдения в условиях террариума, могут линять чаще: за это время у них бывает до 6–8 линек. Происходящие перед линькой помутнение, а затем прояснение глаз продолжаются около 4 суток, а собственно линька – не дольше часа, обычно проходя за 10–15 минут (Литвинов, Ганцук, 1999а, б). В зоне затопления Куйбышевской ГЭС, в пойменных водоемах и прилежащих участках надлуговой террасы, линька «ужей происходит с конца июня до конца сентября и зависит, повидимому, от индивидуальных особенностей и места обитания отдельных экземпляров» (Попов и др., 1954, с. 60). При линьке организм змеи, вероятно, освобождается от избытка некоторых химических элементов. По данным С.Р. Муратова и соавторов (1995) линичные шкурки обыкновенного ужа имеют повышенное содержание марганца по сравнению с кожей и другими участками тела.

**Продолжительность жизни.** Данных из Самарской области нет. Х.А. Аль-Завахра (1992) с помощью подсчета линий склеивания на поперечных срезах позвонков змей, отловленных в Татарстане, установила максимальный возраст обыкновенного ужа в 12 лет. Е.А. Дунаев и В.Ф. Орлова (2003) пишут о продолжительности жизни змей данного вида: «Доживает до 19 (в природе) – 23 лет» (с. 146), а П.Г. Ефремов (1984) сообщает: «В неволе живет более 30 лет» (с. 34). Е.Н. Арнольд (Arnold, 2003) отмечает возраст обыкновенных ужей в природе до 28 лет.

**Питание.** Обыкновенного ужа принято относить к батрахофагам, поскольку основной его пищевой рацион составляют, как правило, амфибии. По нашим данным, полученным преимущественно бескровным методом провоцированного отрыгивания, в Самарской области среди пищевых объектов преобладают бесхвостые земноводные трех видов – остромордая и озерная лягушки, обыкновенная чесночница (табл. 4).

В разных районах Волжского бассейна, помимо земноводных и рыб разных видов, в пище обыкновенных ужей отмечены также рыба и лягушачья икра, ящерицы (прыткая,

живородящая), змеи (обыкновенная гадюка), птицы (дрозд), птичьи яйца, млекопитающие (землеройки, мыши, полевки) (Рузский, 1894; Хлебников, 1924; Понятский, 1931; Попов, 1949; Дубинина, 1953; Сорокин, 1959; Кубанцев и др., 1962; Маркузе, 1964; Марков и др., 1969; Кунаков, 1979; Гаранин, 1983; Киреев, 1983; Ефремов, 1984; Аль-Завахра, 1992; Животный мир Башкортостана, 1995; Бакиев, 1998; Бакиев, Кириллов, 2000; Павлов, 2000б, 2002; Павлов, Павлов, 2000; Хабибуллин, 2001; Павлов, Замалетдинов, 2002; Рябов и др., 2002; Павлов и др., 2004в; Рябов, 2004; Чугуевская, 2005; Шляхтин и др., 2005а; Рыжов, 2006).

В других регионах наблюдались случаи поедания разноцветных ящурок (Тертышников, 2002), молодых белок и кротов (Kabisch, 1978), птенцов береговой ласточки, добываемой из гнезд (Сапоженков, 1961). К.П. Параскив (1956) сообщает о случаях питания в Казахстане птенцами ласточки-касатки, детенышами ондатры и водяной крысы. Л.П. Сабанеев (1874) писал о заглатывании крупными ужами утят. Кстати, относительно мелкие размеры ужей в некоторых местностях связываются с отсутствием крупной добычи (Gentili, Zuffi, 1995). В Северной Буковине обыкновенные ужи потребляют больше ящериц, чем земноводных (Никитенко, 1959). У обыкновенного ужа отмечено явление каннибализма (Дунаев, Орлова, 2003).

Таблица 4

Содержание желудков обыкновенных ужей из Самарской области

Пищевые объекты	Количество желудков		Количество экземпляров	
	абс.	%	абс.	%
жук (сем. Carabidae)	1	1,1	1	0,9
окунь <i>Perca fluviatilis</i>	1	1,1	1	0,9
плотва <i>Rutilus rutilus</i>	1	1,1	1	0,9
остромордая лягушка <i>Rana arvalis</i>	39	43,4	46	43,0
озерная лягушка <i>Rana ridibunda</i> (в том числе головастики)	29 (6)	32,2 (6,6)	36 (13)	33,7 (12,1)
обыкновенная чесночница <i>Pelobates fuscus</i>	15	16,7	18	16,8
зеленая жаба <i>Bufo viridis</i>	2	2,2	2	1,9
краснобрюхая жерлянка <i>Bombina bombina</i>	2	2,2	2	1,9
Всего	90	100,0	107	100,0

По всей видимости, обыкновенный уж охотится и на некоторых беспозвоночных животных. В желудке половозрелого ужа, пойманного нами в Бузулукском бору, был обнаружен крупный жук из семейства Carabidae, причем желудок этой змеи не содержал других пищевых объектов. У 5 вскрытых обыкновенных ужей, которые были отловлены на Самарской Луке, в полости тела отмечены хитиновые остатки жуков, заключенные в соединительно-тканые капсулы (Бакиев, Кириллов, 2000). В последнем случае можно предположить, что проглоченные жуки, еще будучи живыми, проникли в полость тела, повредив стенки желудочно-кишечного тракта змей. Других объяснений у нас пока нет.

Не исключено, что во многих случаях беспозвоночные попадают в желудки ужей из пищеварительных трактов проглоченных амфибий и других позвоночных. Так, В.К. Маркузе (1964) пишет: «Беспозвоночные встречались в желудках обыкновенных ужей почти всегда вместе с остатками лягушек» (с. 739) и поэтому не включает беспозвоночных в состав пищи обыкновенного ужа. М.Н. Дубинина (1953), также проводившая исследования в дельте Волги, сообщает, что весной в желудках обыкновенного и водяного ужей встречаются «и некоторые насекомые, главным образом жуки и их личинки (долгоносики, водолюбы, плавунцы и др.). <...> Осенью в пище ужей вновь наряду с рыбой и лягушками начинают встречаться крупные насекомые и их личинки» (с. 173). Не только мелкими лягушками, но и насекомыми – наземными и водными – питаются, по мнению Дубининой, молодые ужата.

В.А. Линдгольмом (Lindholm, 1902) 30 июля 1893 г. посреди Каргалинской степи (территория бассейна Урала у границы с бассейном Волги), очень далеко от какого-либо водоема, был пойман уж длиной 52 см; экскременты этой змеи, помещенной в террариум, содержали хитиновые части крупных жуков – лунных копров *Copris lunaris*. В.И. Окорочков (1964) пишет, что уж обыкновенный в Челябинской области изредка питается насекомыми. Б.А. Красавцевым (1938) в Слуде – на территории, которая ныне вошла в городскую черту Нижнего Новгорода – в пищеварительном тракте одного из ужей обнаружен слизень (*Arion* sp.). М.Е. Кунаков (1979) в книге о животном мире Калужской области упоминает, что уж обыкновенный питается изредка «различными насекомыми, моллюсками» (с. 49). В.А. Попов (1949) в работе, посвященной пресмыкающимся Татарии, пишет, что ужи обыкновенные питаются «и крупными жуками» (с. 145). Н.А. Косаревой (1950) отмечаются в желудках обыкновенных ужей на юге Сталинградской области жуки и «остатки неизвестных личинок». В работе В.А. Попова и соавторов (1954), изучавших питание этих змей в зоне затопления Куйбышевской ГЭС, при изучении содержимого пищеварительного тракта 36 особей отмечены следующие беспозвоночные: по одному экземпляру – паук, гусеница, личинка мухи, клоп-солдатик, жук (ближе не определен) и 2 экземпляра шелкоуна. Г.С. Марков и соавторы (1969) считают, что основой питания обыкновенного ужа в разнотравно-злаковой степи около водохранилищ Волго-Дона являются не только лягушки, но и насекомые: в 3 из 8 желудков змей данного вида здесь обнаружено 4 экз. насекомых. Насекомые относятся к объектам питания обыкновенного ужа в Орловской области (Цееб, 1951). О поедании ужами улиток и крупных жуков сообщает М.Г. Сорокин (1959) в книге «Животный мир Калининской области». Жуки в питании обыкновенного ужа упоминаются В.К. Жарковой (1971) и П.Г. Ефремовым (1984) в книгах о животном мире Рязанской области и Марийской АССР соответственно. Насекомые и моллюски отмечаются и в питании обыкновенных ужей из Астраханского края (Хлебников, 1924). Остатки насекомых (жужелицы, саранчовые) и брюхоногих моллюсков обнаружены в желудках молодых особей из Башкортостана (Хабибуллин, 2001). В Дагестане в желудках 28 обыкновенных ужей были обнаружены только саранчовые (Красавцев, 1934, 1938). В желудочно-кишечном тракте 45 змей данного вида из Предкавказья встречены 3 личинки стрекоз, 4 личинки плавунцов и 2 жука, которые не определены до вида. Массовое истребление обыкновенными ужами саранчовых отмечено в Молдавии (Попа, Тофан, 1982). К.П. Параскив (1956) пишет, что в Казахстане обыкновенные ужи питаются беспозвоночными, в частности, насекомыми, но поедают их реже, чем позвоночных животных. Крупные жуки, жужелицы, отмечены в желудке обыкновенного ужа из Восточно-Казахстанской области (Бердибаева, 1970). О насекомых в желудках молодых особей из Закарпатья сообщает В.М. Самош (1953). Н.С. Понятский (1931) полагает, что обыкновенные ужи в молодом возрасте питаются насекомыми и слизняками. По мнению С.А. Чернова (1953б), насекомые служат основной пищей молодым особям.

Состав добычи зависит от сезона и конкретных условий обитания. По данным из соседних регионов, в отдельных случаях важную роль играют мышевидные грызуны или рыбы. Например, на одном из волжских островов около Саратова в годы с высоким уровнем затопления, когда отмечалась высокая концентрация мышевидных грызунов на ограниченных участках суши, млекопитающие составляли весной и в начале лета значительную долю рациона – до 50% от числа экземпляров в желудках обыкновенных ужей в июне 1979 г. (Шляхтин и др., 2005а). По данным М.К. Рыжова (2006) за 2000–2006 гг., в рационе обыкновенного ужа из Мордовии рыба стоит на первом месте (65,4%: 17 объектов питания из 26), в частности ротан-головешка *Perccottus glenii* (15 экз. – 88,2% от количества рыб, или 57,6% от общего количества пищевых объектов); на втором месте стоят земноводные – исключительно лягушки (9, или 34,6% от общего количества пищевых объектов). В Самарской области в настоящее время происходит вытеснение ротаном-головешкой многих видов рыб и земноводных из заселенных им водоемов. Можно

предположить, что скоро этот вселенец и здесь станет занимать заметное место в питании обыкновенных ужей.

Наблюдения за охотой змеей данного вида показали, что они редко и недолго преследуют добычу, а в основном ее подстерегают; в ожидании добычи, затаившись, эти змеи могут лежать длительное время – до часа (Шляхтин и др., 2005а). Свою жертву обыкновенный уж заглатывает живьем. На смачивание жертвы он выделяет около 1 г слюны (Дунаев, Орлова, 2003). Наблюдались случаи, когдаужи отрыгивали живых лягушек и жаб, и последние оставались вполне жизнеспособными (Киреев, 1983), однако схваченные ужами чесночницы чаще всего оказывались мертвыми, возможно, слюна ужа для них ядовита (Гаранин и др., 2000). Охота обыкновенного ужа, как правило, происходит на суше: не в воде, а на берегу, эта змея берет даже рыбу – выброшенную из воды на сушу (Маркузе, 1964).

В наибольшем количестве биомасса утилизируется змеями данного вида в июне-июле, что хорошо согласуется с динамикой их роста (Табачишин, Табачишина, 2002; Шляхтин и др., 2005а). Многолетние наблюдения на волжском острове в Саратовской области (Шляхтин и др., 2005а) показали варьирование массы пищи в желудке от 0 до 72,8 г, при этом максимальное количество пищи – 2 озерных лягушки (69,8 г) и 4 головастика (3 г) – отмечено 12 июля 1983 г. в желудке ужа массой 329,4 г. Однако, как правило, масса содержимого желудка не превышает 40–50 г (Шляхтин и др., 2005б). М.Ф. Тертышников и А.Г. Высотин (1987) пишут про обыкновенного ужа: «Суточная масса пищи молодых 0,13–1,5, а взрослых 7–40 г» (с. 99). Беременные самки охотятся не так интенсивно, как яловые (Gregory, Isaac, 2004). В опыте, проведенном В.К. Маркузе (1964а) в дельте Волги с 14 половозрелыми ужами (август месяц, площадь дна вольеры 12 м<sup>2</sup>), суточная норма пищи составила 7 г; средняя восстановленная масса пищи, найденная в желудках половозрелых особей, оказалась также равной 7 г (пустые желудки не учитывались). По данным из Беларуси и сопредельных с ней территорий (Дробенков, 1996), среднесуточный рацион питания обыкновенных ужей размерами (*L.+L.cd.*) 465–860 мм составляет примерно столько же, 6,52±0,77 г/сутки. «У неполовозрелых обыкновенных ужей средний восстановленный вес пищи составил 1,5 г. Вероятно, суточная норма пищи этих ужей такая же» (Маркузе, 1964а, с. 743).

В сельской местности еще бытует мнение о том, чтоужи выдаивают коров. Для этого уж якобы присасывается к вымени коровы, зашедшей в воду, либо специально забирается в коровник, чтобы напиться молока. При этом считается, что выдоенная ужом корова в скором времени может перестать давать молоко. По другой версии, в молоке такой коровы появляется кровь. Пойманных ужей несведующие люди пытаются кормить в первую очередь, как правило, молоком. На это заблуждение обращает внимание почти 200 лет назад И.А. Двигубский (1817): «Говорят, что уж очень любит молоко, и даже сосет коров и овец; но последнее без сомнения есть выдумка простаго народа, или обманщиков. Я имел случай в разныя времена держать даже по году множество ужей и давал им молоко, но не приметил, чтобы они имели к нему охоту» (с. 24).

**Паразиты.** У обыкновенного ужа в Самарской области отмечено 20 видов гельминтов: трематоды – *Metaleptophallus gracillimus* (Lühe, 1909), *Leptophallus nigrovenosus* (Billingham, 1844), *Encyclometra colubrimurorum* (Rudolphi, 1819), *Macrodera longicollis* (Abildgaard, 1788), *Astiotrema monticelli* Stossish, 1904, *Telorchis assula* (Dujardin, 1845), *Diplodiscus subclavatus* (Pallas, 1760), *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791), *Plagiorchis elegans* (Rudolphi, 1802), *Paralepoderma cloacicola* (Lühe, 1909), *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819), *Strigea sphaerula* (Rudolphi, 1803), larvae, *S. Strigis* (Schränk, 1788), larvae, *Alaria alata* (Goeze, 1782), larvae, *Pharingostomum cordatum* (Diesing, 1850), larvae; цестоды – *Ophiotaenia europaea* Odening, 1963; скребни – *Acanthocephalus lucii* (Müller, 1776); нематоды – *Rhabdias fuscovenosus* (Railliet, 1899), *Strongyloides mirzai* Singh, 1954, *Physoloptera clausa* (Rudolphi, 1819), larvae (Кириллов, Евланов, 1999а–в; Бакиев, Кириллов, 2000; Кириллов, 2000; Евланов и др., 2001, 2002;

Кириллов и др., 2003в; Кириллов, Кириллова, 2007). Данные о локализации, местах обнаружения, интенсивности заражения и индексе обилия представлены в табл. 5.

Таблица 5 (начало)

Зараженность гельминтами обыкновенных ужей из Самарской области  
(по: Кириллов, 2000; Евланов и др., 2001, 2002)

Гельминты	Локализация	Места обнаружения	Экстенсивность заражения (%)	Индекс обилия (экз.)
I	II	III	IV	V
<i>Metaleptophallus gracillimus</i>	ротовая полость, пищевод	Бузулукский бор	17,7	2,1
		Сокская пойма	22,2	0,8
		Красносамарское лесничество	7,7	0,2
<i>Leptophallus nigrovenosus</i>	пищевод, верхний отдел желудка	Мордовинская пойма	52,0	4,5
		Бузулукский бор	92,2	14,3
		Сокская пойма	88,9	13,4
		Змеиный затон	76,1	5,6
		ст. Заливное	50,9	1,8
<i>Encyclometra colubrimurorum</i>	желудок, нижний отдел пищевода (мариты), полость тела, серозные покровы внутренних органов (метацеркарии)	Сокская пойма	22,2	0,8
		Бузулукский бор	56,9	6,5
		Змеиный затон	87,0	9,4
		Красносамарское лесничество	30,8	2,9
		Мордовинская пойма	24,0	0,6
<i>Macrodera longicollis</i>	воздушный мешок легкого	Бузулукский бор	60,8	3,3
		Сокская пойма	44,4	1,9
		Змеиный затон	73,9	3,1
		ст. Заливное	12,5	0,8
		Красносамарское лесничество	46,6	1,7
<i>Astiotrema monticelli</i>	кишечник (мариты), полость тела, серозные покровы внутренних органов, подъязычная мускулатура, подкожная клетчатка (метацеркарии)	Мордовинская пойма	8,0	1,8
		Бузулукский бор	84,3	123,6
		Сокская пойма	96,3	89,2
		Змеиный затон	34,8	10,5
		ст. Заливное	62,5	36,9
<i>Telorchis assula</i>	кишечник	Красносамарское лесничество	34,6	33,9
		Мордовинская пойма	84,0	17,4
		Бузулукский бор	54,9	56,5
		Сокская пойма	88,9	89,2
		Змеиный затон	97,8	28,1
ст. Заливное	25,0	13,8		
		Красносамарское лесничество	69,2	21,6

Таблица 5 (продолжение)

I	II	III	IV	V
<i>Diplodiscus subclavatus</i>	кишечник	Мордовинская пойма	4,0	0,5
<i>Opisthioglyphe ranae</i>	кишечник	Мордовинская пойма	4,0	0,5
		Бузулукский бор	7,8	1,1
		Сокская пойма	29,6	2,5
		Змеиный затон	2,2	0,1
<i>Plagiorchis elegans</i>	кишечник	Мордовинская пойма	4,0	0,1
<i>Paralepoderma cloacicola</i>	прямая кишка (мариты), полость тела, серозные покровы внутренних органов, брыжейки, мускулатура (метацеркарии)	Мордовинская пойма	36,0	3,4
		Бузулукский бор	29,4	3,0
		Змеиный затон	34,8	2,6
		ст. Заливное	37,5	1,1
		Красносамарское лесничество	53,9	8,9
<i>Pleurogenes claviger</i>	кишечник	Мордовинская пойма	2,0	0,02
		Бузулукский бор	4,0	0,04
<i>Strigea sphaerula</i> , larvae	полость тела, серозные покровы внутренних органов, брыжейки, жировые тела	Мордовинская пойма	72,0	17,5
		Бузулукский бор	58,8	18,7
		Сокская пойма	59,3	10,2
		Змеиный затон	69,6	30,7
		ст. Заливное	62,5	4,5
		Красносамарское лесничество	61,5	14,5
<i>Strigea strigis</i> , larvae	полость тела, серозные покровы внутренних органов, брыжейки, перикард, жировые тела, мускулатура	Мордовинская пойма	64,0	71,3
		Бузулукский бор	78,4	131,2
		Сокская пойма	55,6	46,5
		Змеиный затон	87,0	134,4
		ст. Заливное	50,0	4,8
		Красносамарское лесничество	61,5	120,1
<i>Alaria alata</i> , larvae	полость тела, серозные покровы внутренних органов, брыжейки, жировые тела, мускулатура	Мордовинская пойма	32,0	3,7
		Бузулукский бор	39,2	31,1
		Сокская пойма	51,9	158,7
		Змеиный затон	28,3	18,8
		ст. Заливное	62,5	12,3
		Красносамарское лесничество	46,2	43,4
<i>Pharingostomum cordatum</i> , larvae	жировая ткань, серозные покровы внутренних органов, мускулатура, полость тела	Мордовинская пойма	84,0	290,9
		Бузулукский бор	2,0	0,1
		Сокская пойма	11,0	10,0
		Змеиный затон	91,3	230,5
<i>Ophiotaenia europaea</i>	кишечник	Мордовинская пойма	76,0	7,4
		Бузулукский бор	3,9	0,1
		Сокская пойма	14,8	0,3
		Змеиный затон	80,4	5,0
<i>Acanthocephalus lucii</i>	кишечник	Змеиный затон	4,4	0,04

Таблица 5 (окончание)

<i>Rhabdias fuscovenosus</i>	легкие	Мордовинская пойма	20,0	4,8
		Бузулукский бор	45,1	5,9
		Сокская пойма	25,9	1,3
		Змеиный затон	56,5	4,6
		Красносамарское лесничество	61,5	10,5
<i>Strongyloides mirzai</i>	кишечник	Мордовинская пойма	44,0	2,4
		Сокская пойма	59,2	4,8
		Красносамарское лесничество	46,2	4,2
		Змеиный затон	65,2	5,0
		Бузулукский бор	66,7	6,4
<i>Physaloptera clausa</i> , larvae	слизистая кишечника	Сокская пойма	3,7	0,04

Более детальные характеристики состава гельминтов обыкновенного ужа на Самарской Луке приведены в табл. 6. Можно заметить, что цифры из табл. 6 (по: Бакиев, Кириллов, 2000) частично фигурируют в табл. 5 (по: Кириллов, 2000; Евланов и др., 2001, 2002) с обозначением места обнаружения как «Змеиный затон». Такое обозначение не вполне корректно, поскольку в данном случае обыкновенные ужи добывались нами не только у Змеиного затона, но и в других местах Самарской Луки, по берегам Куйбышевского и Саратовского водохранилищ.

Таблица 6

Зараженность гельминтами обыкновенных ужей на Самарской Луке  
(по: Бакиев, Кириллов, 2000)

Гельминты	Интенсивность заражения (экз.)	Экстенсивность заражения (%)	Индекс обилия (экз.)
<i>Astiotrema monticelli</i>	4–116	34,8±7,0	10,5±3,1
<i>Encyclometra colubrimurorum</i>	1–52	87,0±5,0	9,4±1,6
<i>Leptophallus nigrovenosus</i>	1–34	76,1±6,3	5,6±1,0
<i>Macrodera longicollis</i>	1–11	73,9±6,5	3,1±0,5
<i>Opisthioglyphe ranae</i>	5	2,2±2,2	0,1±0,1
<i>Paralepoderma cloacicola</i>	1–23	34,8±7,0	2,6±0,7
<i>Telorchis assula</i>	3–110	97,8±2,2	28,0±3,5
<i>Alaria alata</i> , larvae	10–125	28,3±6,7	18,8±5,4
<i>Pharingostomum cordatum</i> , larvae	5–1800	91,3±4,2	238,4±56,5
<i>Strigea sphaerula</i> , larvae	1–500	87,0±5,0	134,4±17,7
<i>Strigea strigis</i> , larvae	1–150	69,6±6,8	30,7±5,1
<i>Ophiotaenia europaea</i>	1–33	80,4±5,9	4,9±1,0
<i>Acanthocephalus lucii</i>	1	4,4±3,0	0,04±0,03
<i>Rhabdias fuscovenosus</i>	1–28	56,5±7,3	4,6±1,0
<i>Strongyloides mirzai</i>	1–40	65,2±7,0	4,9±1,1

А.А. Кирилловым (2004) проводилось изучение гельминтофауны обыкновенного ужа из Бузулукского бора и Мордовинской поймы в зависимости от пола змей (табл. 7). При этом

отмечено большее количество видов гельминтов у самцов по сравнению с самками. Так, в Бузулукском бору у самцов ужей обнаружено 14 видов паразитов, а у самок – 13, в Мордовинской пойме – 15 и 13 соответственно. Полученные результаты свидетельствуют о большей зараженности самок некоторыми видами гельминтов. Для обоих районов выявлена статистически достоверная большая зараженность по сравнению с самцами трематодой *Paralepoderma cloacicola*. Достоверные различия инвазии ужей разного пола по индексу обилия отмечены для трематод *Macrodera longicollis* и *Alaria alata*, larvae, по показателю экстенсивности заражения – для нематоды *Strongyloides mirzai*. По мнению автора, относительно высокая зараженность самок объясняется, «во-первых, их в среднем более крупными размерами тела по сравнению с самцами, во-вторых, вероятно, с тем, что самки рептилий проводят больше времени в водной среде и, в-третьих, не следует исключать влияние на инвазию гельминтами особенностей физиологии рептилий разного пола» (Кириллов, 2004, с. 84–85).

Таблица 7

Зараженность самцов и самок обыкновенного ужа из Бузулукского бора и Мордовинской поймы (из: Кириллов, 2004)\*

Паразит	Бузулукский бор		Мордовинская пойма	
	Самцы (n=24)	Самки (n=24)	Самцы (n=18)	Самки (n=15)
<i>Leptophallus nigrovenosus</i>	<u>100 (1–98)</u> 20,7±4,4	<u>87,5±6,8 (1–46)</u> 14,0±3,1	<u>61,1±11,5 (1–29)</u> 6,8±2,1	<u>71,4±12,1 (1–18)</u> 6,9±2,8
<i>Encyclometra colubrimurorum</i>	<u>54,2±10,2 (1–43)</u> 5,1±2,0	<u>62,5±9,9 (1–79)</u> 10,8±4,4	–	–
<i>Telorchis assula</i>	<u>66,7±9,6 (4–750)</u> 62,2±31,1	<u>54,2±10,2 (4–340)</u> 53,2±17,0	<u>100 (1–75)</u> 26,6±6,4	<u>100 (2–65)</u> 23,7±5,6
<i>Astiotrema monticelli</i>	<u>96,0±4,0 (12–280)</u> 122,2±19,7	<u>96,0±4,0 (10–550)</u> 157,8±31,6	<u>5,6±5,4 (24)</u> 1,3±1,3	<u>6,7±6,7 (30)</u> 2,1±2,1
<i>Macrodera longicollis</i>	<u>70,8±9,3 (1–13)</u> 2,9±0,7	<u>75,0±8,8 (1–16)</u> 4,6±0,9	<u>22,2±9,8 (2–6)</u> 0,9±0,4	<u>35,7±12,9 (2–4)</u> 0,8±0,3
<i>Opisthioglyphe ranae</i>	<u>8,3±5,6 (6–8)</u> 0,6±0,4	<u>8,3±5,6 (7–11)</u> 0,8±0,5	–	<u>6,7±6,7 (5)</u> 0,4±0,4
<i>Paralepoderma cloacicola</i>	<u>20,8±8,3 (1–21)</u> 1,1±0,9	<u>50,0±10,2 (1–32)</u> 5,4±1,9	<u>16,7±8,8 (3–11)</u> 1,6±0,9	<u>57,1±13,4 (2–36)</u> 5,5±2,5
<i>Pharingostomum cordatum</i> , larvae	<u>4,2±4,1 (5)</u> 0,2±0,2	–	<u>63,0±3,8 (5–1800)</u> 197,9±62,3	<u>40,0±21,9 (40–50)</u> 98,0±88,3
<i>Alaria alata</i> , larvae	<u>33,3±9,6 (1–80)</u> 9,1±4,0	<u>50,0±10,2 (10–70)</u> 57,0±23,0	<u>22,5±6,6 (10–120)</u> 12,5±4,6	<u>80,0±17,9 (25–125)</u> 69,0±24,3
<i>Strigea sphaerula</i> , larvae	<u>66,7±9,6 (1–100)</u> 23,0±6,2	<u>58,0±10,1 (2–85)</u> 16,6±4,6	<u>77,5±6,6 (1–154)</u> 36,2±6,2	<u>60,0±21,9 (40–150)</u> 69,0±24,3
<i>Strigea strigis</i> , larvae	<u>100 (3–670)</u> 124,5±27,9	<u>79,2±8,3 (3–450)</u> 154,3±30,4	<u>85,0±5,6 (15–500)</u> 133,8±18,8	<u>80,0±17,9 (1–350)</u> 98,2±65,5
<i>Ophiotaenia europaea</i>	<u>4,2±4,0 (1)</u> 0,04±0,04	<u>4,2±4,0 (3)</u> 0,1±0,1	<u>80,0±6,3 (1–33)</u> 5,0±1,0	<u>60,0±21,9 (2–6)</u> 2,2±1,1
<i>Rhabdias fuscovenosus</i>	<u>54,2±10,2 (1–67)</u> 8,0±3,1	<u>42,0±10,1 (1–35)</u> 4,8±1,9	<u>57,5±7,8 (1–28)</u> 4,4±1,0	<u>60,0±21,9 (6–22)</u> 7,0±4,0
<i>Strongyloides mirzai</i>	<u>70,8±9,3 (1–26)</u> 5,8±1,5	<u>62,5±9,9 (1–24)</u> 7,0±1,6	<u>62,5±7,7 (1–22)</u> 4,3±0,9	<u>100 (2–40)</u> 11,8±7,2
<i>Acanthocephalus lucii</i>	–	–	<u>2,5±2,5 (1)</u> 0,03±0,03	<u>20,0±17,9 (1)</u> 0,02±0,02

\*Примечание: над чертой – экстенсивность заражения в % ( $E \pm m_E$ ) и в скобках – интенсивность заражения в экз.; под чертой – индекс обилия паразита ( $M \pm m_M$ ).

**Хищники.** В Ставропольском районе, на Матрюковских озерах, Е.В. Быков (личное сообщение) наблюдал змеяда *Circaetus gallicus*, державшего в когтях обыкновенного ужа. Нами отмечены случаи нападения на обыкновенных ужей домашней собаки *Canis familiaris* в Волжском районе, на Самарской Луке, и домашней курицы *Gallus gallus* в Богатовском районе.

В сводке А.Г. Бакиева (2007) к потребителям обыкновенного ужа отнесены следующие обитающие в Самарской области позвоночные, включая домашние виды животных: 4 вида рыб – форель ручьевая *Salmo trutta*, сом *Silurus glanis*, судак *Lucioperca lucioperca*, щука *Esox lucius*; 4 вида земноводных – жаба серая *Bufo bufo*, лягушка озерная *Rana ridibunda*, лягушка прудовая *Rana lessonae*, лягушка съедобная *Rana esculenta*; 5 видов пресмыкающихся – веретеница ломкая *Anguis fragilis*, обыкновенный уж *Natrix natrix* (каннибализм), обыкновенная медянка *Coronella austriaca*, обыкновенная гадюка *Vipera berus*, гадюка Ренарда *Vipera renardi*; 27 видов птиц – курица домашняя *Gallus gallus*, поганка большая *Podiceps cristatus*, кроншнеп большой *Numenius arquata*, аист черный *Ciconia nigra*, цапля большая белая *Egretta alba*, цапля серая *Ardea cinerea*, большая выпь *Botaurus stellaris*, чеглок *Falco subbuteo*, пустельга обыкновенная *Falco tinnunculus*, лунь луговой *Circus pygargus*, лунь болотный *Circus aeruginosus*, коршун черный *Milvus migrans*, орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla*, беркут *Aquila chrysaetus*, подорлик большой *Aquila clanga*, сарыч *Buteo buteo*, змеяда *Circaetus gallicus*, скопа *Pandion haliaetus*, филин *Bubo bubo*, неясыть обыкновенная *Strix aluco*, сорокопуд серый *Lanius excubitor*, жулан *Lanius collurio*, дрозд черный *Turdus merula*, воробей домовый *Passer domesticus*, ворон *Corvus corax*, грач *Corvus frugileus*, сорока *Pica pica*; 17 видов млекопитающих – выхухоль *Desmana moschata*, крыса серая *Rattus norvegicus*, полевка водяная *Arvicola terrestris*, волк *Canis lupus*, собака домашняя *Canis familiaris*, лисица *Vulpes vulpes*, енотовидная собака *Nyctereutini procyonoides*, ласка *Mustela nivalis*, хорь лесной *Mustela putorius*, хорь степной *Mustela eversmanni*, норка американская *Mustela vison*, куница лесная *Martes martes*, куница каменная *Martes foina*, барсук *Meles meles*, выдра *Lutra lutra*, кошка домашняя *Felis silvestris*, кабан *Sus scrofa*.

**Защитное поведение.** Когда обыкновенный уж застигнут врагом рядом с водой, и путь змее к наземным укрытиям закрыт, она уплывает или ныряет, прячась в водной растительности или зарываясь в ил. «Ужи прекрасно плавают, могут находиться под водой более получаса и проплыть за это время значительное расстояние» (Большаков, Вершинин, 2005, с. 72; Вершинин, 2007, с. 75). К.П. Параскив (1956) пишет, что под водой обыкновенный уж может проплыть 40–50 м.

Находясь на суше, при невозможности скрыться, уж замирает и, если его не пугать, может находиться в неподвижном состоянии до нескольких минут. В последнем случае, когда к ужу направляется наблюдатель, наиболее вероятно не пассивное, а активное оборонительное поведение ужа. Он свивается в клубок, приподнимает голову, шипит и делает выпады в сторону наблюдателя (словно гадюка). Будучи пойманным, вырывается и брызгается из анального отверстия зловонными выделениями. Надо заметить, что характерный запах выделениям придает секрет так называемых «пахучих желез». Парные «пахучие железы» расположены у основания хвоста. У обыкновенного ужа, не имеющего сфинктера в протоках этих желез, секрет выделяется произвольно при возбуждении животного (Соколов и др., 1994). Иногда пойманный уж отрыгивает добычу.

Обыкновенные ужи при поимке часто имитируют смерть: змея переворачивается брюхом вверх, не шевелится, из ее раскрытой пасти вываливается язык (рис. 3). «В этом случае при быстром опухании основания языка и слизистой, создавалось впечатление, что стенки рта заполняют всю его полость. Эта демонстрация продолжается 5-7 минут, затем уж быстро принимает обычное положение и активно оглядывается (ориентировочная реакция)» (Литвинов, Ганцук, 1999а, с. 236). У некоторых ужей выделяются капли крови изо рта, вероятно, из-за множественных повреждений капилляров в процессе упомянутого быстрого опухания (Литвинов и др., 2006). Изредка у обыкновенного ужа при испуге происходят

случаи самокалечения (прокусывание тканей ротовой полости с появлением капелек крови), которые отмечались и в других регионах (Kabisch, 1975). Мнимая смерть сопровождается резким падением частоты сердечных сокращений, аритмией, при этом на электрокардиограмме отмечаются инвертирование зубца *P* и другие изменения; с окончанием демонстративного поведения все элементы электрокардиограммы нормализуются (Литвинов, 2004; Литвинов и др., 2006).

В.А. Ушаков и М.В. Пестов (1985) обращают внимание на более высокий процент агрессивного поведения у крупных ужей, что заставляет предполагать изменение поведенческих защитных реакций с возрастом змей. В.Ф. Хабибуллин (1999) уточняет, что «крупные особи вели себя агрессивнее, но при некоторой настойчивости, например, касание прутом, также притворялись мертвыми» (с. 10). Кусаются ужи при их поимке крайне редко: например, С.А. Рябов и соавторы (2002) пишут: «Из тысяч экземпляров, которых мы за много лет исследований брали в руки, отважился укусить только один» (с. 65). В Камском Предуралье при отлове 106 ужей попыток укусов не отмечено (Литвинов, Ганщук, 1999а). Во время выпадов уж может наносить удары кончиком морды, не делая попытки укуса (Ушаков, 2007).



Рис. 3. Имитация смерти обыкновенным ужом

Многие люди, живущие в Самарской области, ошибочно считают, что при опасности обыкновенные ужи «надувают шишку на хвосте» и дерутся раздутым хвостом.

**Состояние охраны.** Обыкновенный уж охраняется в Жигулевском заповеднике, национальных парках «Самарская Лука» и «Бузулукский бор». Относится к числу обычных видов Самарской области. В дополнительных мерах охраны не нуждается.

**Экземпляры коллекции ИЭВБ РАН.** Обыкновенные ужи, добытые в Самарской области, представлены 24 экземплярами.

№ 4/4. 1 S. ad. 17.07.2004 г. Шигонский р-н, с. Берёзовка. Горелов Р.А.

№ 48/210. 1 S. ad. 26.06.2006 г. Тольятти, Центральный р-н, у ворот ИЭВБ РАН. Федорович Л.А.

№ 81/275. 1 S. ad. 06.2008 г. Волжский р-н, окрестности с. Шелехметь. Бакиев А.Г.

№ 108/335–344. 10 S. ad. 2008 г. Волжский р-н, окрестности с. Шелехметь. Бакиев А.Г., Литвинов Н.А., Овчинников Д.А.

№ 151/459. 1 S. ad. 19–20.05.2003 г. Волжский р-н, окрестности с. Шелехметь. Трохименко Н.М.

№ 158/471. 1 S. ad. 13.05.2003 г. Красноярский р-н, окрестности с. Грачевка. Бакиев А.Г.

№ 178/500. 1 S. ad. 09.2003 г. Красноярский р-н, правый берег р. Сок. Епланова Г.В.

№ 179/501. 1 S. ad. 11.05. 2003 г. Борский р-н, дорога между селами Борское и Богатое: 53°02.749' с.ш., 51°37.384' в.д. Бакиев А.Г.

№ 180/502–503. 2 S. ad. 12.05.2003 г. Кинельский р-н, окрестности сел Лебяжье и Красная Самарка. Бакиев А.Г.

№ 183/507–508. 2 S. ad. 19.06.2004 г. Богатовский р-н, окрестности ст. Заливная: 53°03.515' с.ш., 51°29.070' в.д. Горелов Р.А.

№ 184/509. 1 S. ad. 30.09.2003 г. Красноярский р-н, правый берег р. Сок около моста трассы М 5. Кучера Я.

№ 193/529. 1 S. ad. 15.06.2004 г. Ставропольский р-н, Мордовинская пойма. Кириллов А.А.

№ 190/526. 1 S. juv. 08.06.2004 г. Ставропольский р-н, с. Федоровка. Бакиев А.Г.

## 2.2. Водяной уж *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768)

И.Н. Лауренти описал водяного ужа под биноменом *Coronella tessellata* (Laurenti, 1768, p. 87). В видовом описании *C. tessellata* сообщается про распространение этой змеи: «Habitat in Japidia, vulgo Cars» (Там же). С.Л. Кузьмин перевел приведенную фразу с латинского на русский следующим образом: «Обитает в Истрии, обычна в Карсте» (Лауренти, 2005, с. 53). А.Г. Банников и соавторы (1977) полагают, что типовая территория – это Италия. По мнению Э. Зао и К. Адлера (Zhao, Adler, 1993, p. 242), указанные в первоописании Japidia «(= Iapydia)» и Cars «(= alpine meadow)» – это каменистый альпийский луг, который, вероятно, находится в Италии «(Italy?)». М. Грушвитц и соавторы (Gruschwitz u. a., 1999) называют Япидию областью в северо-западной Иллирии [Иллирия – это береговая полоса по Адриатическому морю. – *Примечание наше*] и обозначают (S. 590, 600) типовую территорию на месте прилегающей с востока к полуострову Истрия части Словении. Н.Б. Ананьева и соавторы (2004) пишут о типовой территории водяного ужа: «Япидия, Италия» (с. 166), а С.Л. Кузьмин и Д.В. Семенов (2006) – «П-ов Истрия, Карст, северо-восточная Италия» (с. 80). К последнему обозначению типовой территории можно попытаться сделать 2 уточнения. Во-первых, только крайняя северо-западная часть Истрии сейчас относится к Италии, остальная территория полуострова принадлежит Словении и Хорватии. Во-вторых, австриец Лауренти называл Карсом, скорее всего, находящееся в то время на территории Австрийской империи известняковое плато Карст к северу и северо-востоку от полуострова Истрия в нынешней Словении. Мы склоняемся к тому, что типовую территорию водяного ужа, по ее первоначальному обозначению (Laurenti, 1768, p. 87), можно интерпретировать как полуостров Истрия (с прилегающими к нему районами Италии, Словении, Хорватии) и плато Карст (Словения).

Латинское название *Natrix tessellata* водяного ужа, обитающего в Самарской области, приводится в некоторых публикациях с ошибками.

*Natrix tessellate* – Баринов, 1982: 121.

*Natrix tessellata* – Магдеев, 1999: 196.

*Natrix tessella* – Евланов и др., 2002: 15.

**Описание.** В.Г. Баринов (1982) сообщает, что на Самарской Луке (1971–1979 гг.) водяной уж достигает длины 1100 мм. В Самарской области (1995–2009 гг.) нами отмечена максимальная длина (*L.*): у самцов 875 мм, у самок 1020 мм.

Внешние морфологические признаки водяного ужа в Волжском районе Самарской области (Самарская Лука, окрестности с. Шелехметь) в 1999–2004 гг. изучала Н.М. Чугуевская (2005). На репрезентативной выборке ( $n=101$ ) ею отмечены следующие значения признаков фолидоза:

1) височных щитков от 2 до 5: 1+1 – 0,49%, 1+2 – 28,71%, 1+3 – 50,49%, 1+4 – 16,84%, 1+5 – 3,46%;

2) верхнегубных щитков 8/8 – 91,09%, 8/7 – 2,97%, 7/7 – 2,97%, 8/6 – 0,99%, 8/9 – 1,98%;

3) количество чешуй вокруг середины тела 17 – 2,97%, 18 – 0,99%, 19 – 97,03%;

4) анальный щиток обычно разделенный (1/1) – 98,02%, реже цельный (1) – 1,98%.

Анализ традиционных метрических признаков позволил с высокой степенью достоверности ( $P<0,001$ ) выявить половой диморфизм по средним значениям ряда показателей: количеству подхвостовых щитков *Scd.* и трем индексам –  $L.cd/L.+L.cd.$ ;  $L./L.cd.$ ;  $Ventr./Scd.$  (табл. 8).

Таблица 8

Сравнение морфологических признаков у самок и самцов  
водяного ужа в Волжском районе Самарской области ( $n$ ,  $M\pm m$ ,  $min-max$ )  
(по: Чугуевская, 2005)

Пол	<i>Ventr.</i>	<i>Scd.</i>	$L.cd/L.+L.cd.$	$L./L.cd.$	$Ventr./Scd.$
самки	48	47	47	47	47
	178,9±0,80 160–194	59,8±0,53 50–70	0,176±0,0014 0,150–0,204	4,70±0,045 3,89–5,65	2,99±0,027 2,60–3,72
самцы	53	49	49	49	49
	181,0±1,18 133–195	67,4±0,44 59–73	0,192±0,0013 0,170–0,208	4,17±0,037 3,8–4,85	2,68±0,026 1,87–3,03
$t_{\phi}$	1,48	11,10	8,94	9,30	8,60
$P$	>0,05	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001

Имеющиеся у нас данные о внешней морфологии водяного ужа в Самарской области полностью вписываются в отмеченные Н.М. Чугуевской лимиты. Наши наблюдения за ростом ювильной особи в террариуме показали, что индекс  $L./L.cd.$  существенно изменяется в процессе индивидуального роста. Так, 16 мая 1999 г. значение индекса составляло 3,9 (при  $L.=181$  мм и  $L.cd.=46$  мм), а 1 сентября 1999 г. отношение  $L./L.cd.$  возросло до 4,7 ( $L.=236$  мм,  $L.cd.=50$  мм).

У водяного ужа межчелюстные щитки более или менее треугольной формы. Шов между межчелюстным и первым верхнегубным щитками значительно длиннее шва между межчелюстным и межчелюстным. Чешуя туловищная и хвостовая с сильноразвитыми ребрышками. Зрачок круглый.

Для водяных ужей, обитающих в Самарской области, характерна темная – почти черная, часто с зеленовато-серым или коричневым оттенком – окраска верха тела. На этом фоне у некоторых особей (особенно молодых) различаются еще более темные или пятна, расположенные в шахматном порядке, или узкие поперечные полосы (рис. 4).

Возможно, меланизм для водяного ужа на северном пределе распространения имеет терморегуляционное значение. Хорошо известно, что животные с темной окраской нагреваются на солнце быстрее светлых. Не играя никакой роли при теплоизлучении, окраска покровов весьма важна при теплопоглощении (Горелов, 1977).



Рис. 4. Водяной уж

Брюшная сторона водяных ужей имеет окраску от желтоватой до красной с более или менее прямоугольными черными пятнами; у отдельных экземпляров брюхо черное, желто-красные элементы окраски имеются только на горле.

**Внутривидовая систематика.** Водяной уж в настоящее время считается монотипическим видом. Выделяемые ранее некоторыми исследователями подвиды – *Natrix tessellata hydrus* (Pallas, 1771), *N. t. elaphoides* (Brandt, 1793), *N. t. heinrothi* (Hecht, 1930) и другие – сейчас не признаются.

**Распространение.** От юго-западной Франции, долины Рейна и восточной части северной Африки на западе до Персидского залива, Пакистана и Северо-Западного Китая на востоке (Ананьева и др., 1998). Если не учитывать сведения о возможной натурализации вида в Великобритании (Lever, 2003), то северный предел ареала в целом находится не на 53° с. ш. в бассейне Верхнего Дона на территории Липецкой области, как ошибочно указывают некоторые авторы (Климов, Александров, 1992; Климов и др., 2000), а в бассейне Средней Волги, где граница распространения поднимается до 53°30' с. ш. на северо-западе Самарской Луки. Указания на более северное обитание данного вида – в некоторых пунктах Республики Татарстан (Попов, 1949 и др.), Ульяновской (Осипова, 1993 и др.) и Самарской (Магдеев, 1999) областей – не подтверждаются нами и другими исследователями. В Самарской области достоверные находки вида известны из Волжского, Ставропольского, Сызранского и Шигонского районов (рис. 5). В.М. Шапошников (1978) отмечает водяных ужей также «в некоторых районах вдоль р. Самары» (с. 130), что не имеет реальных подтверждений.

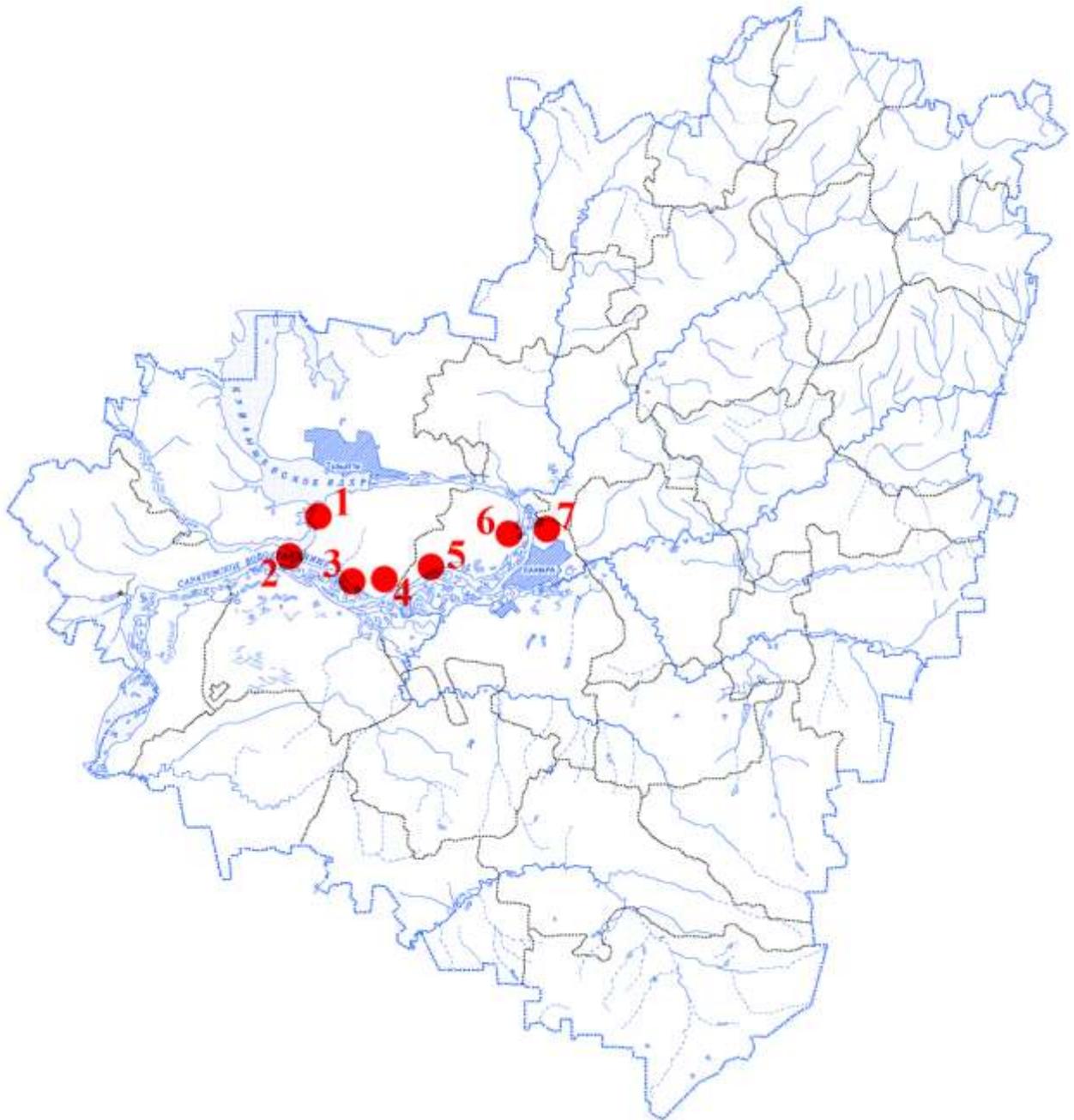


Рис. 5. Места находок водяного ужа в Самарской области: 1 – Шигонский р-н, берег Усинского залива Куйбышевского водохранилища у с. Березовка, и Ставропольский р-н, гора Лепешка, берег Усинского залива Куйбышевского водохранилища в окрестностях с. Жигули (Кизерицкий, 1939; Бакиев, Файзулин, 2002б; Бакиев, 2004а), 2 – Сызранский р-н, окрестности с. Переволоки (Кизерицкий, 1939; Шапошников, 1978; Бакиев, Файзулин, 2002б; Бакиев, 2004а), 3 – Ставропольский р-н, правый берег Волги в окрестностях с. Мордово, о. Мордово и Безенчукский р-н, о. Екатериновский (Баринов, 1982; Бакиев, Файзулин, 2002б; Бакиев, 2003в, 2004а), 4 – Ставропольский р-н, окрестности п. Новый Путь и с. Ермаково (Бакиев, Файзулин, 2002б; Бакиев, 2004а), 5 – Волжский р-н, окрестности с. Шелехметь, берег Змеиного затона (Шапошников, 1978; Баринов, 1982; Бакиев, Файзулин, 2002б; Бакиев, 2004а), 6 – Волжский р-н, окрестности с. Подгоры (Шапошников, 1978; Бакиев, Файзулин, 2002б; Бакиев, 2004а), 7 – г. Самара, берег Волги между Студеным оврагом и пос. Управленческий (Бакиев, Файзулин, 2002б; Бакиев и др., 2003б; Бакиев, 2004а)

**Стации и обилие.** Зимуют водяные ужи на территории Самарской области, по-видимому, главным образом в карстовых пустотах. Известные нам места массовых зимовок приурочены к скальным обнажениям южной экспозиции.

В теплое время года, будучи трофически связанным с водой, водяной уж далеко от нее не удаляется. В Самарской области он встречается вдоль скалистых берегов рек (Волга, Уса) и пойменных озер; все отмеченные нами особи находились либо в воде, либо не далее 300 м от берега (рис. 6). Надо заметить, что скалистые берега данный вид предпочитает также, по литературным данным, на юге Украины и Румынии (Котенко, Кукушкин, 2003), в Молдове (Цуркан, 2005). Изредка водяные ужи попадают на островах в Саратовском водохранилище: так, В.Г. Бариновым (1982) сообщается о двух встречах на острове Екатериновский, водяной уж отмечен также на острове Мордово (Бакиев, 2003в).



Рис. 6. Стация водяного ужа (Сызранский р-н, окрестности с. Переволоки)

В.М. Шапошников (1978) пишет, что на Самарской Луке, у Вислого Камня, в мае 1968 г. зарегистрировано более сотни водяных ужей, а в 1974 г. – несколько десятков. В мае 1972 г. зоологами Куйбышевского педагогического института там же на шестикилометровом участке отмечено 7 особей (Горелов, 1990, 1996). По оценке В.Г. Баринова (1982), плотность населения на Самарской Луке в 1971–1979 гг. достигала 55,5 экз./га в районе с. Мордово (табл. 9).

О значительном снижении численности данного вида «с 2,9 экз. в 1979 г. до 0,02 экз. в 1996 г.» в популяциях Самарской Луки сообщает Д.В. Магдеев (1999, с. 197). Но непонятно к каким маршрутам или площадям относятся эти цифры.

## Оценка численности водяного ужа на Самарской Луке (по: Баринов, 1982)

Место проведения учета	Общая длина учетных маршрутов, км	Среднее число особей на 1 км маршрута	Средняя дальность обнаружения, м	Плотность населения особей, 1 га
склоны Жигулевских гор в районе с. Шелехметь	42,0	5,7	7	8,1
район Змеиного затона	18,0	24,0	8	30,0
район с. Мордово	2,5	22,2	4	55,5

А.Г. Бакиев (2004а) пишет, что плотность у мест зимовок в конце апреля – начале мая, по данным за 1991–2000 гг., не превышала в окрестностях Змеиного затона 20–30 экз./га. В Шигонском районе, у с. Березовка, на участке площадью около 1000 м<sup>2</sup>, 9 мая 2009 г. нами учтено 11 особей.

**Сезонная и суточная активность.** Сезонный период активности, видимо, менее продолжителен, чем у обыкновенного ужа. По мнению В.Г. Баринова (1982), водяной уж на Самарской Луке после зимовки появляется во второй половине апреля, на зимовку уходит «в конце сентября-октября». В Ставропольском районе Самарской области, на северо-западе Самарской Луки, мы наблюдали активных водяных ужей с 29 апреля (2001 г.) по 2 сентября (2009 г.). По нашим наблюдениям, начиная со второй половины августа, встречаемость водяных ужей резко снижается.

Водяной уж ведет дневной образ жизни. Первые встречи отмечены в 7–8 часов утра, последние – около 21 часа. Жаркими летними днями водяные ужи значительную часть времени проводят в воде. На ночь они всегда выходят на сушу. В Самарской области двухпиковая активность – с утренним и вечерним пиками – в жаркие дни менее выражена по сравнению с обыкновенным ужом (Бакиев, 1998; Чугуевская, 2005). Меньшая выраженность двухпиковой активности водяного ужа, видимо, обусловлена двумя причинами. Во-первых, водяной уж чаще, чем обыкновенный заходит в воду, быстро охлаждаясь в ней. Охладившись в воде, уж, выползая на берег, имеет возможность дольше находиться на открытом месте, а не скрываться в прохладное наземное укрытие. Кроме того, лежащие в воде у берега ужи частично поддаются учету, тогда как скрывшиеся в наземные укрытия змеи не видны. Во-вторых, водяной уж является несколько более термофильным. Так, рассчитанные точки «абсолютного оптимума» (пересечение кривых температуры тела и температуры окружающей среды) применительно к Самарской области равны для обыкновенного ужа 27,0°C, а для водяного ужа 27,4–27,5°C, при этом диапазон оптимальных температур субстрата определен как 18–26 и 20–27°C соответственно (Литвинов, 2004).

**Термобиологические исследования.** С.Н. Сафарова (1973) установила, что у водяного ужа активность амилазы поджелудочной железы и среднего отдела тонкого кишечника резко увеличивается при температуре среды 38° по сравнению с 22–24°, составляя соответственно 0,444 против 0,222 и 0,146 против 0,075 мг/мин. расщепленного крахмала. Минимальная температура тела, при которой водяной уж не теряет способности двигаться, в экспериментальных условиях равна 8° (Банников, 1954).

Материалы по термобиологии водяного ужа из Самарской области опубликованы Н.А. Литвиновым (2004). Исследования проводились в мае месяце 2001 и 2003 г. в национальном парке «Самарская Лука». Температурные условия обитания и температуры тела исследованы у 108 экземпляров. Средняя температура грунта, на котором встречены водяные ужи, составляет 25,0±0,61°C при лимитах 13,2° и 40,7°. Температура приземного слоя воздуха равна в среднем 23,1±0,41° с минимумом в 14,0° и максимумом в 38,6°. Средняя температура тела (измеренная в пищеводе) у водяного ужа оказалась равной 26,2±0,31°, добровольный минимум в данном случае соответствует 14,8°, а максимум – 33,2°. Температура в пищеводе

превышает температуру в клоаке в среднем на  $2,3^{\circ}$  ( $P<0,001$ ), температуру внешних покровов – спины и живота – на  $3,0^{\circ}$  ( $P<0,001$ ). Значение корреляционного отношения между температурой тела и температурой субстрата равно  $0,82\pm 0,03$  ( $P<0,001$ ), между температурой тела и приземного воздуха –  $0,78\pm 0,04$  ( $P<0,001$ ). При сравнении температурных показателей самцов ( $n=47$ ) и самок ( $n=45$ ) выявлена статистически достоверная разница между температурами поверхности спины (у самок выше в среднем на  $1,6^{\circ}$ ,  $P<0,05$ ), брюшной части (у самок выше на  $1,3^{\circ}$ ,  $P<0,05$ ) и нижней стороны хвоста (у самцов выше на  $1,2^{\circ}$ ,  $P<0,05$ ).

В диссертационной работе Н.М. Чугуевской (2005) приводятся результаты термобиологических исследований, проведенных на Самарской Луке после окончания периода спаривания змей (Самарская область, Волжский район, окрестности с. Шелехметь, 19–20 мая 2003 г. и 27 мая 2004 г.,  $n=33$ ). Температура в пищеводе составила соответственно  $21,4\pm 0,46^{\circ}$  при ее диапазоне  $17,0$ – $27,6^{\circ}$  и  $28,4\pm 0,28^{\circ}$  при  $25,0$ – $32,0^{\circ}$ , температура поверхности субстрата –  $17,2\pm 0,38^{\circ}$  при  $15,1$ – $22,9^{\circ}$  и  $21,2\pm 0,74^{\circ}$  при  $13,2$ – $31,6^{\circ}\text{C}$ .

См. также раздел «Сезонная и суточная активность».

**Размножение.** По литературным данным, половая зрелость наступает на 3–4 году жизни (Щербак, Щербань, 1980; Тертышников, 2002; Шляхтин и др., 2005б). Длина туловища половозрелых особей в Центральном Прекавказье не менее 550–600 мм (Тертышников, 2002), в Саратовской области не менее 460 мм (Шляхтин и др., 2005б).

В Самарской области, по нашим данным, спаривание отмечается в те же дни, что и у обыкновенных ужей в этих же биотопах, обычно в конце апреля – начале мая, поблизости с местами зимовки. В это время водяные ужи собираются в пары или «клубки» (до 15 особей). Самые мелкие спаривающиеся особи имели следующую длину тела ( $L$ ): самец – 470 мм, самка – 540 мм.

В Ставропольском районе Самарской области 15 июня 2004 г. отловлены и вскрыты 4 самки. Размеры ( $L$ ) самок и количество яиц в них следующие: 680 мм – 15, 580 мм – 7, 710 мм – 12, 775 мм – 19. В Волжском районе Самарской области 1 мая 1997 г. отловлены 4 самки. Две из них были вскрыты в конце июня: в одной самке ( $L=742$  мм) находилось 36 яиц, во второй ( $L=673$  мм) – 24. Две другие самки отложили в террариуме: одна самка ( $L=810$  мм) – 9 яиц 3 июля, другая ( $L=730$  мм) – 8 яиц 8 июля. Яйца имели размеры  $16$ – $17\times 31$ – $36$  мм.

По данным Л.Г. Корневой (1973), у водяного ужа в день откладки отмечена небольшая корреляция между степенью дифференцировки эмбриона и его размером и весом, а от размера яйца зрелость не зависит. Корнева (1969) отмечает, что понижение температуры в течение некоторой части суток не является необходимым условием инкубации. Как она пишет, инкубация яиц водяного ужа проводилась при следующих температурных режимах. Температуру днем поддерживали на уровне  $27$ – $32^{\circ}$  при помощи электрических ламп. Ночью после выключения ламп она опускалась до  $24$ – $26^{\circ}$ . Одна кладка обогревалась круглосуточно до  $30$ – $32^{\circ}$ , и молодые змеи вывелись раньше на 10 суток.

Проведенная нами в искусственных условиях инкубация яиц, отложенных самками из Самарской и Саратовской областей, длилась при комнатной температуре от 40 до 52 суток. Вышедшие из яиц ужи имели длину тела ( $L$ ) 136–177 мм, длину хвоста 26–42 мм и массу 1,8–7,1 г.

**Линька.** Наблюдения в условиях террариума показывают, что в течение сезона у взрослых происходит не менее 4 линек, у годовиков – не менее 5, причем в последнем случае промежутки между линьками может составлять всего лишь 14 суток (Трохименко, 2005).

В процессе линьки важную роль играют экзувиальные железы, секрет которых, внедряясь между старой и новой кожей, облегчает линьку. Наличием этого секрета иногда объясняют помутнение глаз у змей перед линькой. Однако при искусственном отделении старого покрова с глаз *Natrix tessellata*, имевших ярко выраженный молочно-белый цвет, выяснено, что такую окраску придает телу животного не секрет экзувиальных желез, а новый слой *stratum corneum* в процессе своего формирования. Поэтому линька начинается только после того, как все тело змеи лишится молочно-белой окраски, т.е. когда новый покров

полностью сформирован (Десятков, 1977). Сбрасывание старого рогового покрова у водяного ужа может, по-видимому, происходить не только на суше, но и в воде (Атаев, 1985).

**Продолжительность жизни.** О продолжительности жизни имеются литературные данные из Средней Азии. По результатам исследований срезов костей черепа, предельный возраст для самок составляет 15 лет, для самцов 11 лет (Богданов, 1949). О.П. Богдановым (1954) сообщается, что размеры самцов от 27 до 56 см и самок от 28 до 62 см соответствуют возрасту от одного года до 9 лет.

**Питание.** Водяной уж в Самарской области, как и в других регионах, является ихтиофагом, потребляя в пищу главным образом рыб. Другие пищевые объекты (насекомые, земноводные, пресмыкающиеся, мышевидные грызуны) в бассейне Волги не превышают 10–20% от числа заглоченных экземпляров и биомассы потребляемой еды (Маркузе, 1964; Бакиев, Кириллов, 2000; Бакиев, 2004а; Шляхтин и др., 2005б, 2006а).

По нашим данным из Самарской области (табл. 10), рыбы встречены в 92,1% наполненных желудков, составляя 93,3% от общего количества проглоченных экземпляров. Остальные встреченные в желудках объекты представлены моллюском (обыкновенный прудовик), земноводным (головастик неопределенного вида зеленых лягушек) и пресмыкающимся (обыкновенная гадюка). На Самарской Луке отмечены случаи поедания падали: водяные ужи заглатывали погибших рыб, выброшенных на берег (Я. Кучера, личное сообщение).

Упомянем известные из других регионов пищевые объекты водяного ужа, которые могут быть его добычей и в Самарской области. Это – водные беспозвоночные (Попа, Тофан, 1982), жуки и двукрылые (Тертышников, 2002), тритоны (Щербак, Щербань, 1980; Попа, Тофан, 1982), лягушки (Параскив, 1956; Щербак, Щербань, 1980; Попа, Тофан, 1982; Атаев, 1985), жерлянки (Щербак, Щербань, 1980), чесночницы (Тертышников, Высотин, 1987), жабы (Параскив, 1956; Щербак, Щербань, 1980; Атаев, 1985) и их личинки (Тертышников, Высотин, 1987; Тертышников, 2002), ящерицы, утята (Мухелишвили, 1970), мыши, полевки (Тертышников, Высотин, 1987; Тертышников, 2002), тушканчики и молодые ондатры (Яковлева, 1964).

Таблица 10

Содержание желудков водяных ужей из Самарской области

Пищевые объекты	Количество желудков		Количество экземпляров	
	абс.	%	абс.	%
прудовик обыкновенный <i>Lymnaea stagnalis</i>	1	2,6	1	2,2
укляя <i>Alburnus alburnus</i>	1	2,6	1	2,2
щиповка <i>Cobitis taenia</i>	1	2,6	1	2,2
щука <i>Esox lucius</i>	1	2,6	1	2,2
налим <i>Lota lota</i>	5	13,2	5	11,1
вьюн <i>Misgurnus fossilis</i>	1	2,6	1	2,2
окунь <i>Perca fluviatilis</i>	6	15,8	6	13,4
плотва <i>Rutilus rutilus</i>	2	5,3	2	4,5
ротан-головешка <i>Perccottus glenii</i>	1	2,6	1	2,2
бычок-головач <i>Neogobius iljini</i>	2	5,3	2	4,5
бычок-цуцик <i>Proterorhinus marmoratus</i>	2	5,3	2	4,5
бычок-кругляк <i>Neogobius melanostomus</i>	10	26,4	10	22,2
мальки неопределенных видов рыб Pisces	3	7,9	10	22,2
головастик неопределенного вида лягушек <i>Rana sp.</i>	1	2,6	1	2,2
обыкновенная гадюка <i>Vipera berus</i>	1	2,6	1	2,2
Всего	38	100,0	45	100,0

По данным из Калмыкии (Киреев, 1983), состав пищи изменяется по сезонам: земноводные входят в рацион питания весной и осенью, рыбы – летом, головастики – только летом; кроме рыб и земноводных, как сообщается Киреевым, водяные ужи питаются домовыми мышами. В.К. Маркузе (1964) пишет о рыбхозе «Ямат» в дельте Волги: «В мае в пище водяных ужей преобладает вобла длиной 66–155 мм, встречается укляя и густера» (с. 739). В июне «в желудках ужей больше всего встречено сазана ( $l=18-41$  мм), леща (18–29 мм), воблы (21–31 мм) и судака (27–55 мм). В июле основной пищей становится молодь сазана ( $l=30-75$  мм). Молодь судака и леща поедается редко. В июле из хозяйства спускают воду и молодь. Только значительное количество сазана держится в мелководье ильменя. В августе водяные ужи питаются почти исключительно сазаном ( $l=30-153$  мм), который остается в коллекторах хозяйства в конце спуска воды из ильменя и легко доступен для ужей. В третьей, а иногда и во второй декаде августа – это обычно остаточная молодь. В течение августа количество рыб в пище ужей постепенно уменьшается, что вызвано увеличением размера молоди и понижением активности ужей» (там же).

По наблюдениям в аквариуме, водяные ужи проглатывают схваченную мелкую рыбешку тут же, под водой (Щербак, 1966). Как пишет С.А. Чернов (1953а), легкое у водяного ужа «довольно длинное; бо́льшая часть его представляет собой тонкостенный мешок, служащий запасным резервуаром для воздуха. Воздух из этой части легкого используется при заглатывании пищи во время пребывания в воде, когда атмосферный воздух не может поступать в легкое через дыхательное горло» (с. 127).

Обычно водяной уж подкарауливает рыбу, спрятавшись на дне водоема среди растительности или камней. Приблизившуюся жертву он мгновенно схватывает и затем заглатывает ее под водой, либо всплывает на поверхность и плывет с добычей к берегу. Если пойманная рыба оказывается слишком крупной, то змея, после неудачных попыток проглотить добычу, оставляет рыбу на берегу. К.П. Параскив (1956) пишет про водяного ужа в Казахстане: «Земноводных и рыбу ловит в основном ночью, но в горных реках и днем. За птичками и грызунами охотится в ранние утренние часы и вечером в сумерках» (с. 151).

Масса пищевого комка у особей разного возраста составляет от 0,12 до 50,0 г, 7 г/сутки в среднем, в лабораторных условиях взрослая змея съедала в течение недели около 40–50 г пищи в один-два приема (Тертышников, 2002). Суточная норма пищи половозрелых водяных ужей варьирует в пределах 11–12 г (Маркузе, 1964).

**Паразиты.** У водяного ужа на Самарской Луке отмечено 8 видов гельминтов: трематоды – *Macrodera longicollis* (Abildgaard, 1788), *Telorchis assula* (Dujardin, 1845), *Pharingostomum cordatum* (Diesing, 1850), larvae, *Strigea sphaerula* (Rudolphi, 1803), larvae, *Strigea strigis* (Schrank, 1788), larvae; цестоды – *Ophiotaenia europaea* Odening, 1963; нематоды – *Camallanus truncatus* (Rudolphi, 1814), *Rhabdias fuscovenosus* (Railliet, 1899) (Кириллов, Евланов, 1999в; Бакиев, Кириллов, 2000; Кириллов, 2000; Евланов и др., 2001, 2002; Кириллов, Кириллова, 2007). Данные о локализации, интенсивности и экстенсивности заражения, индексе обилия представлены в табл. 11.

**Хищники.** М.С. Горелов (1992) указывает на «большое количество естественных врагов (аисты, коршуны, орлы-змеееды, многие хищные млекопитающие, крысы)» (с. 152) у водяного ужа, населяющего Самарскую область. На Самарской Луке нами отмечены два случая нападения на водяных ужей домашних собак *Canis familiaris*. Один водяной уж извлечен из желудка обыкновенной гадюки *Vipera berus*.

В сводке А.Г. Бакиева (2007) к потребителям водяного ужа отнесены следующие обитающие в Самарской области позвоночные, включая домашние виды животных: 2 вида рыб – сом *Silurus glanis*, щука *Esox lucius*; 1 вид земноводных – лягушка озерная *Rana ridibunda*; 1 вид пресмыкающихся – обыкновенная гадюка *Vipera berus*; 12 видов птиц – крохаль большой *Mergus merganser*, цапля большая белая *Egretta alba*, цапля серая *Ardea cinerea*, лунь луговой *Circus pygargus*, лунь болотный *Circus aeruginosus*, коршун черный *Milvus migrans*, сарыч *Buteo buteo*, змееяд *Circaetus gallicus*, ворона *Corvus cornix*, ворон *Corvus corax*, грач *Corvus frugileus*, сорока *Pica pica*; 11 видов млекопитающих – еж ушастый

*Hemiechinus auritus*, ондатра *Ondatra zibethicus*, полевка водяная *Arvicola terrestris*, волк *Canis lupus*, собака домашняя *Canis familiaris*, лисица *Vulpes vulpes*, корсак *Vulpes corsac*, енотовидная собака *Nyctereutini procyonoides*, барсук *Meles meles*, выдра *Lutra lutra*, кабан *Sus scrofa*.

Таблица 11

Зараженность гельминтами водяных ужей на Самарской Луке  
(по: Бакиев, Кириллов, 2000; Кириллов, 2000; Евланов и др., 2001)

Гельминты	Локализация	Интенсивность заражения (экз.)	Экстенсивность заражения (%)	Индекс обилия (экз.)
<i>Macrodera longicollis</i>	воздушный мешок легкого	2	5,6±5,4	0,1±0,1
<i>Telorchis assula</i>	кишечник	2–55	66,7±11,1	12,4±3,0
<i>Strigea sphaerula</i> , larvae	полость тела, серозные покровы внутренних органов, брыжейки, жировые тела	1–40	27,8±10,6	5,2±2,7
<i>Strigea strigis</i> , larvae	полость тела, серозные покровы внутренних органов, брыжейки, перикард, жировые тела, мускулатура	3–15	16,7±8,8	1,3±0,9
<i>Pharingostomum cordatum</i> , larvae	жировая ткань, серозные покровы внутренних органов, мускулатура, полость тела	1–66	22,2±9,8	3,9±3,6
<i>Ophiotaenia europaea</i>	кишечник	1–36	77,8±9,8	11,3±2,6
<i>Camallanus truncatus</i>	кишечник	1–2	11,7±7,4	0,2±0,1
<i>Rhabdias fuscovenosus</i>	легкие	8–90	66,7±11,1	15,6±5,1

**Защитное поведение** сходно с обыкновенным ужом. Например, водяные ужи, как и обыкновенные, имитируют смерть (Трохименко, Бакиев, 1999). Шипя и делая выпады, водяной уж становится очень похож на обыкновенную гадюку темной формы, с которой он в бассейне Средней Волги обитает совместно; рассматривая сходство в окраске верха тела водяного ужа и гадюки как миметизм, можно в данном случае говорить об особенностях поведения, усиливающих эффект мимикрии.

**Состояние охраны.** Водяной уж охраняется в Национальном парке «Самарская Лука». В Левобережье находится под угрозой исчезновения из-за высокой рекреационной нагрузки и застройки прибрежных территорий в Кировском и Красноглинском р-нах г. Самара. Включен в Красную книгу Самарской области с категорией 4/Б (редкий вид, плавно снижающий численность).

**Экземпляры коллекции ИЭВБ РАН.** Водяные ужи, добытые в Самарской области, представлены 32 экземплярами.

№ 5/5. 1 S. ad. 17.07.2004 г. Шигонский р-н, с. Берёзовка. Горелов Р.А.

№ 13/35. 1 S. juv. 30.07.2005 г. Ставропольский р-н, окрестности с. Жигули. Бакиев А.Г.

№ 82/276–278. 3 S. ad. 06.2008 г. Волжский р-н, окрестности с. Шелехметь. Бакиев А.Г.

№ 109/345–358. 14 S. ad. 2008 г. Волжский р-н, окрестности с. Шелехметь. Бакиев А.Г., Литвинов Н.А., Овчинников Д.А.

№ 125/394. 1 S. ad. 29.04.2001 г. Ставропольский р-н, гора Лепешка. Бакиев А.Г.

№ 150/457–458. 2 S. ad. 19-20.05.2003 г. Волжский р-н, окрестности с. Шелехметь. Трохименко Н.М.

№ 173/492–495. 4 S. ad. 15.06.2004 г. Ставропольский р-н, Мордвинская пойма.

Кириллов А.А.

№ 175/497. 1 S. ad. 1995 г. Волжский р-н, окрестности с. Шелехметь. Бакиев А.Г.

### 2.3. Обыкновенная медянка *Coronella austriaca* Laurenti, 1768

Типовая территория вида – «circa Viennam» (Laurenti, 1768, p. 84), т.е. «около Вены» (Австрия).

Латинских синонимов названия *Coronella austriaca* обыкновенной медянки для Самарской области нами не найдено, если не считать, что в одной из публикаций оно приводится с ошибкой.

*Coronella ausstriaka* – Магдеев, 1999: 197.

**Описание.** Змеи этого вида достигают в Самарской области, по нашим данным (1994–2009 гг.), длины (*L.*) 540 мм (самцы) и 635 мм (самки) В зоне затопления Куйбышевской ГЭС взрослые медянки достигали 630 мм (Попов и др., 1954). На Самарской Луке (1971–1979 гг.) В.Г. Бариновым (1982) отмечена максимальная длина (*L.*) медянки (самка) 610 мм.

На основании наших данных внешние морфологические признаки данного вида в Самарской области можно охарактеризовать следующими цифрами: *L./L.cd.* 3,8–4,4 (самцы), 4,2–5,5 (самки); *Sq.* 19–20, обычно 19; *Ventr.* 165–175 (самцы), 173–190 (самки); *A.* 1/1, реже 1; *Scd.* 54–61 (самцы), 47–71 (самки) пар; *Lab.* 6–8; *Temp.* 1+2, 1+3, 2+2, 2+3, редко 3+1, 3+3.

Межчелюстной щиток сильно заворачивается вверх, вдаваясь клином в межчелюстные так, что длина его видимой сверху части равна или несколько превышает длину шва, соединяющего последние. Чешуя спины гладкая. На брюшных щитках заметны кили, образующие ребра на правом и левом краях брюха. Зрачок круглый.

Сверху желтовато-бурого, серого, серо-бурого или серо-зеленого (реже красновато-бурого или медно-красного) цвета с мелкими темными пятнами на спине, расположенными продольными рядами, или без пятен. На шее имеются 2 короткие темные полосы или 2 пятна, сливающиеся на затылке. Голова сверху темная. По бокам головы от ноздри через глаз и угол рта к шее проходит узкая темная полоска. Нижняя сторона тела серая, буроватая, желтоватая, розовая, красно-кирпичная, обычно с темными пятнышками или темно-серой полосой посередине. Горло и нижняя часть хвоста, как правило, светлее брюха (рис. 7). На Самарской Луке и в Красносамарском лесе встречаются меланисты.

**Внутривидовая систематика.** Разделение на подвиды не общепринято (Кузьмин, Семенов, 2006). Тем не менее, многими специалистами в настоящее время признаются 2 подвида. Основную часть ареала, включающую Волжский бассейн, занимает номинативный подвид *C. a. austriaca* Laurenti, 1768. Второй подвид, *C. a. fitzingeri* (Bonaparte, 1840), отличающийся меньшими размерами и наличием немногих спинных пятен, обитает в южной части Пиренеев и на о-ве Сицилия (Дунаев, Орлова, 2003; Ананьева и др., 2004).

**Распространение.** Ареал охватывает почти всю территорию Европы, за исключением Ирландии, большей части Великобритании и северной Скандинавии, а также центральной и южной частей Иберийского (Пиренейского) полуострова и островов Средиземного моря.

Северная граница ареала в Скандинавии достигает 62°с. ш. На восток медянка доходит до Западного Казахстана, на юго-востоке – до северной половины Малой Азии и Кавказа, а также до северного Ирана (Ананьева и др., 1998).



Рис. 7. Обыкновенная медянка

Через Самарскую область проходит южная граница ареала. Места находок отмечены на рис. 8.

**Стации и обилие.** Зимует обыкновенная медянка, по-видимому, преимущественно в норах млекопитающих и в щелях по склонам оврагов и холмов (Чернов, 1953б). В Самарской области обитает в лиственных и сосновых лесах, придерживаясь полян, вырубков, просек, редколесий (рис. 9). По данным Д.В. Магдеева (Бакиев и др., 1996б; Магдеев, 1999), в степи – в частности, окрестностях с. Верхние Росташа Большечерниговского района – медянки встречаются на заросших кустарниками склонах балок. Известны находки медянок в лесопарках на городской территории Самары, Тольятти, Жигулевска (Бакиев и др., 1996б, 2002б, 2003б).

Плотность до 2 экз./га отмечена нами весной на локальных участках в Самарской области (Ставропольский район, Самарская Лука, апрель 1995; Кинельский район, Красносамарский лес, май 1997 г.). На Самарской Луке В.Г. Бариновым (1982) за 9 лет (1971–1979 гг.) встречено всего 12 особей. Д.В. Магдеев (1999) отмечает здесь от 0,3 до 1,5 экз. на 1 км учетного маршрута.

О.В. Кукушкин и Т.И. Котенко (2003) считают, что, благодаря скрытному образу жизни, численность этой змеи, как правило, везде занижается. В северных регионах низкую численность вида ряд специалистов (Пестов и др., 1999, 2003; Лазарева, 2003) считают биологической нормой.

У обыкновенной медянки изредка отмечаются летние кормовые миграции в места с более богатой кормовой базой (Гаранин, 1983). По данным из Калмыкии (Киреев, 1983), радиус охотничьего участка медянки составляет 60–80 м. На западном побережье Швеции средний размер индивидуального участка равен  $1,7 \pm 0,76$  га (Larsson, 1995).

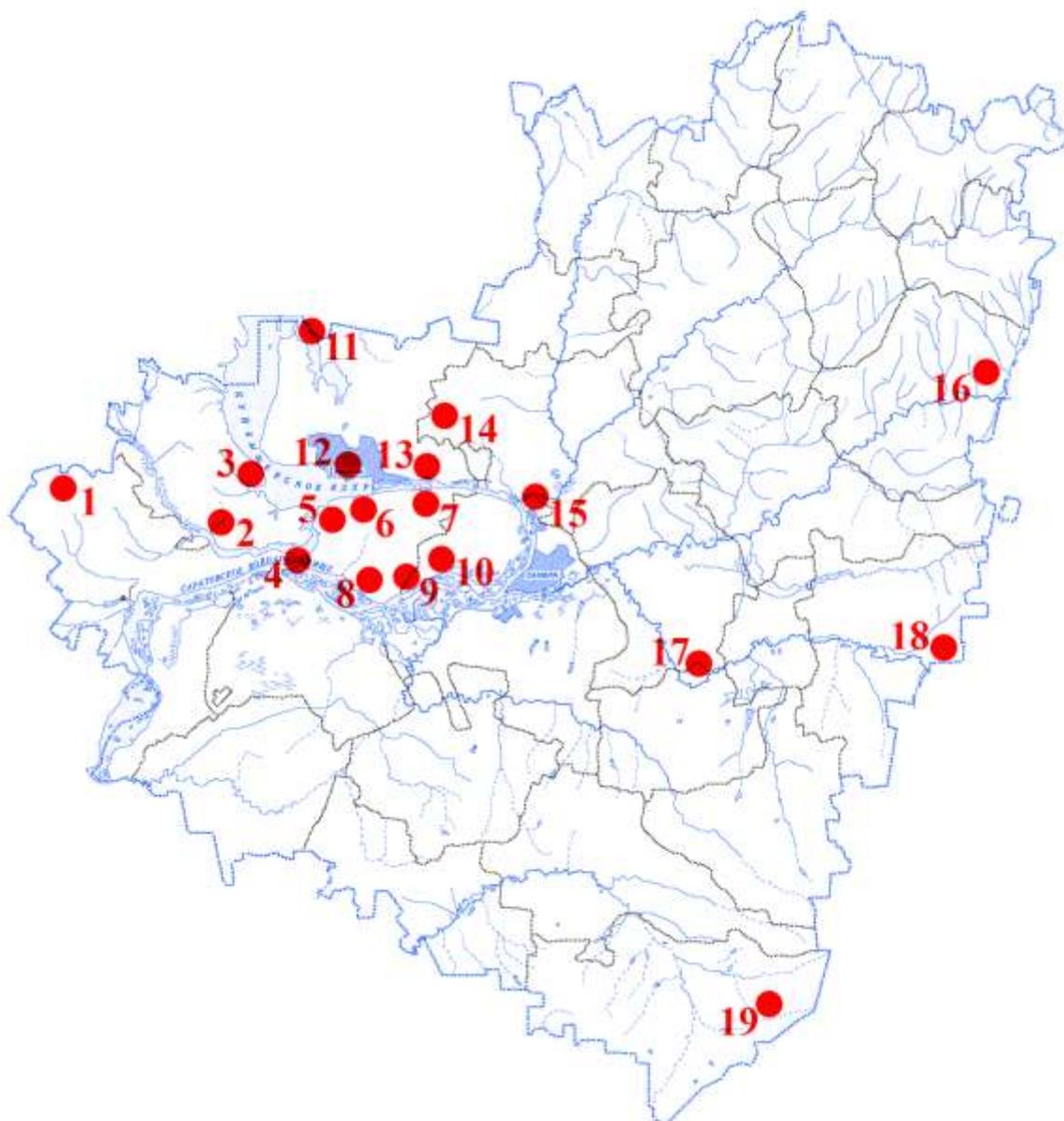


Рис. 8. Места находок обыкновенной медянки в Самарской области: 1 – Сызранский р-н, окрестности с. Смолькино (Бакиев, Файзулин, 2002б; Павлов и др., 2004б); 2 – Сызранский р-н, окрестности с. Переволоки (Бакиев, Файзулин, 2002б; Павлов и др., 2004б); 3 – Шигонский р-н, окрестности с. Климовка (Бакиев, Файзулин, 2002б; Павлов и др., 2004б); 4 – Шигонский р-н, окрестности с. Муранка (Бакиев, Файзулин, 2002б; Павлов и др., 2004б); 5 – Ставропольский р-н, окрестности с. Жигули (Бакиев, Файзулин, 2002б; Павлов и др., 2004б); 6 – г. Жигулевск (Бакиев и др., 2003б; Павлов и др., 2004б); 7 – Жигулевский заповедник (Бакиев, Файзулин, 2002б; Бакиев и др., 2003а; Павлов и др., 2004б), 8 – Ставропольский р-н, окрестности с. Мордово (Бакиев, Файзулин, 2002б; Павлов и др., 2004б); 9 – Ставропольский р-н, окрестности с. Ермаково (Бакиев, Файзулин, 2002б; Павлов и др., 2004б); 10 – Волжский р-н, окрестности с. Шелехметь (Бакиев и др., 1996б; Бакиев, Файзулин, 2002б; Павлов и др., 2004б); 11 – Ставропольский р-н, окрестности рыбхоза «Сускан» (Павлов и др., 2004б); 12 – г. Тольятти, лесопарковая зона (Бакиев и др., 1996б; Бакиев, Файзулин, 2002б; Павлов и др., 2004б); 13 – Ставропольский р-н, береговой склон между с. Федоровка и д. Пискалинский Взвоз (Павлов и др., 2004б); 14 – Ставропольский р-н, окрестности с. Старая Бинарадка (Павлов и др., 2004б); 15 – г. Самара, окрестности пос. Управленческий (Бакиев, Файзулин, 2002б; Павлов и др., 2004б); 16 – Похвистневский р-н, окрестности с. Старопохвистнево (Бакиев, Файзулин, 2002б; Павлов и др., 2004б); 17 – Кинельский р-н, Красносамарский лес (Бакиев и др., 1996а; Бакиев, Файзулин, 2002б; Павлов и др., 2004б); 18 – Борский р-н, Бузулукский бор (Бакиев и др., 1996а; Бакиев, Файзулин, 2002б; Павлов и др., 2004б); 19 – Большечерниговский р-н, окрестности с. Верхние Росташа (Бакиев и др., 1996б; Павлов и др., 2004б)



Рис. 9. Стация обыкновенной медянки (Ставропольский р-н, окрестности с. Федоровка)

**Сезонная и суточная активность.** Самая ранняя весенняя (11 апреля 1995 г.) и самая поздняя осенняя (23 ноября 2008 г.) встречи для Самарской области отмечены в Ставропольском районе (Песков и др., 2003б; Я. Кучера, личное сообщение).

Медянка относится к видам с дневной активностью. Встречи активных медянок в Самарской области приходится на время с 9 до 19 часов. По мнению Т. Фэлпса (Phelps, 1978), среди змей умеренных широт обыкновенная медянка имеет самый короткий суточный период активности. Однако при жаркой погоде змеи данного вида, видимо, могут быть активными и в ночное время. Так, при наступлении жаркой погоды ювенильная особь ( $L=230$  мм,  $L. cd.=50$  мм) была поймана нами на грунтовой дороге в Щербаковской балке (Волгоградская область, Камышинский район) 29 мая 2007 г. около 23 часов.

**Термобиологические исследования.** Пойманная нами – в окрестностях г. Тольятти 6 июля 2005 г. в 9 часов утра на субстрате, температура поверхности которого была  $23,5^{\circ}\text{C}$  – медянка имела температуру тела в пищеводе  $24,9^{\circ}\text{C}$ . По личному сообщению А.А. Поклонцевой, отловленная ею в окрестностях с. Переволоки Сызранского района 17 октября 2009 г. в 13 часов 30 минут мелкая змея ( $L.=300$  мм,  $L. cd.=67$  мм) имела  $19,2^{\circ}\text{C}$  в пищеводе при температуре поверхности субстрата  $18,9^{\circ}\text{C}$ .

Данные по термобиологии медянки в Самарской области приводятся Н.А. Литвиновым (2004). Пр процитируем эту информацию.

«Нами наиболее полно измерена температура у экземпляра из Красносамарского лесничества Самарской области, извлеченного из-под бревна 11 мая 2001 г. Самая высокая температура отмечена в пищеводе –  $34,7^{\circ}\text{C}$ , на спине –  $27,1^{\circ}\text{C}$ , животе –  $25,2^{\circ}\text{C}$ , горле –  $30,2^{\circ}\text{C}$ . При этом температура воздуха на высоте 1 м была  $28,6^{\circ}\text{C}$ , на высоте 5 см –  $29,0^{\circ}\text{C}$ , на

почве около бревна – 24,0°C. Таким образом, температура тела медянки превышала температуры ее наружных покровов на 4,5°C, 7,6°C и 9,5°C соответственно, температуру воздуха – на 6,1°C, почвы – на 10,7°C.

Два других экземпляра встречены в Бузулукском бору в мае. Первая медянка находилась под корягой при температурах воздуха 13,8°C и субстрата 20,4°C; вторая – под камнем при температурах воздуха в тени 18,0°C, субстрата 14,0°C и под камнем 16,0°C» (Литвинов, 2004, с. 126).

**Размножение.** По литературным данным, у обыкновенной медянки в Саратовской области половая зрелость наступает на третьем году жизни (Шляхтин и др., 2005б). В Центральном Предкавказье медянки становятся половозрелыми, видимо, на 3–4 году жизни при достижении животными длины туловища 380–420 мм (Тертышников, 2002).

Спаривание начинается сразу же после выхода из зимних убежищ. Так, 27 апреля 1999 г. в 18 час. 30 мин. нами отмечен случай спаривания в Красносамарском лесу (Кинельский район Самарской области). В процессе копуляции самец удерживает самку в области шеи челюстями.

Медянка относится к яйцеживородящим змеям. В Самарской области нами отлавливались самки с 12–19 яйцами в яичниках. В условиях террариума 7 самок родили по 6–11 детенышей (Бакиев и др., 1996б; личное сообщение А.А. Поклонцевой). Новорожденные появляются в тонкой оболочке, которую разрывают сразу после рождения. Сеголетки появляются в июле – августе. Длина тела (*L.*) сеголетков 145–171 мм, длина хвоста (*L. cd.*) 27–37 мм, масса 2,7–3,1 г.

В террариуме от медянок иногда удается получить 2 приплода в год – один в сентябре (от весеннего спаривания), другой – в марте (от осеннего спаривания) (Кудрявцев и др., 1991, 1995). Из литературных данных известно, что и в естественных условиях у медянки спаривание может происходить осенью, после чего сперматозоиды сохраняются в семеприемниках самки до весны, когда и происходит оплодотворение яиц (Даревский, 1985; Дунаев, Орлова, 2003). Случаи осеннего спаривания, относящиеся к Самарской области, у данного вида змей нам неизвестны.

**Линька.** Первая линька у потомства самки, пойманной на Самарской Луке, наблюдалась в условиях неволи через 11–13 суток после рождения (А.А. Поклонцева, личное сообщение). По наблюдениям В.А. Линдгольма (Lindholm, 1902) за змеями, отловленными в Каргалинской степи и содержащимися в неволе, взрослые медянки линяют в течение лета 4 раза, молодые – значительно чаще.

**Продолжительность жизни.** В естественных условиях медянки живут до 18 лет (Arnold, 2003).

**Питание.** Медянку можно назвать заурофагом, поскольку ящерицы составляют основу ее рациона. Нами изучено содержимое 12 желудков медянок из Самарской области: в 11 из них было по одной прыткой ящерице *Lacerta agilis*, а в одном желудке – разноцветная ящурка *Eremias arguta*. А.Т. Лепин [1939] пишет, что пойманная на Самарской Луке и опущенная в спирт медянка отрыгнула 2 землеройки. В очерке «Бузулукский бор» Я.Н. Даркшевич (1956) пишет: «В желудках медянок приходилось обнаруживать майских жуков, мраморных хрущей и других вредителей сосны» (с. 182). Однако, насекомые в подобных случаях могут представлять вторичную пищу, попадая в желудок из пищеварительного тракта проглоченных ящериц (Тертышников, 2002; Дунаев, Орлова, 2003). Учитывая, что в условиях террариума медянки сами поедают крупных насекомых – кузнечиков, жуков и даже клопов (Щербак, Щербань, 1980), можно утверждать: насекомые попадают в желудки медянок не только вместе с ящерицами, а иногда поедаются медянками самостоятельно.

На территории Волжско-Камского края медянки питаются также живородящими ящерицами и веретеницами (Ткаченко, 1971; Гаранин, 1976, 1983; Хабибуллин, 2001). Отмечены случаи поедания мышевидных грызунов (детенышей мышей и полевков, реже – взрослых) и бурозубок. В желудках медянок находили до пяти еще голых детенышей рыжей

полевки (Гаранин, 1988), молодую полевку, не определенную до вида (Пестов и др., 2001), взрослую рыжую полевку, бурозубку (Павлов, 2000а, 2002).

Согласно литературным сведениям из ряда регионов, медянки поедают тритонов (Щербак, Щербань, 1980), ужей и гадюк (Сорокин, 1959; Мухелишвили, 1970; Juszzyk, 1974; Попа, Тофан, 1982; Пикулик и др., 1988; Vlašín, 2001), хомяков (Тертышников, Высотин, 1987; Тертышников, 2002). Медянкам присущ каннибализм – поедание особей своего вида (Сорокин, 1959; Киреев, 1983).

Как пишет Н.Н. Щербак (1966), появившаяся молодь уже спустя 1–2 часа после рождения способна принимать пищу и энергично набрасывается на живых ящериц. Однако, по наблюдениям А.А. Поклонцевой (личное сообщение) за потомством самки, отловленной на Самарской Луке, молодые медянки начали питаться в террариуме только на второй – четырнадцатый день после рождения.

Охотится медянка активно и пассивно. В последнем случае, как пишет В.М. Самош (1953), она ожидает жертву в засаде, спрятавшись в укрытие, откуда торчит только голова змеи. В.А. Киреев (1983), проводивший исследования в Калмыкии, сообщает, что свою добычу медянка либо подстерегает возле кустика полыни или среди зарослей тростника, либо активно разыскивает, обследуя охотничий участок в радиусе 60–80 м. Добычу эта змея сдавливает кольцами мускулистого тела, а затем, после удушения или прямо живьем, заглатывает ее. В борьбе с крупной и сильной добычей медянка пускает в ход ядовитые зубы, расположенные в глубине рта, с помощью которых вводит в жертву парализующий секрет (Орлов и др., 1990). Слюна медянки, попадая в кровь ящериц, оказывает на них токсическое действие, но для людей укусы этой змеи неопасны.

В Ставропольском крае у данного вида змей отмечается масса пищевого комка от 0,8 до 13,0 (4,94±0,48) г (Тертышников, Высотин, 1987). По данным, полученным в Беларуси и на сопредельных территориях, среднесуточный рацион питания медянок общей длиной (*L.+L.cd.*) 423–610 мм составляет 4,54±0,64 г/сут. (Дробенков, 1996).

**Паразиты.** Методом полного паразитологического вскрытия А.А. Кирилловым исследованы 4 обыкновенных медянки из Красносамарского лесничества. Отмечено 3 вида гельминтов: трематоды – *Strigea sphaerula* (Rudolphi, 1803), larvae, *Alaria alata* (Goeze, 1782), larvae; скребни – *Sphaerirostris teres* (Rudolphi, 1819), larvae. Локализация *Strigea sphaerula*, larvae – брыжейка; паразит обнаружен у одной змеи в количестве 1 экз. Локализация *Alaria alata*, larvae – жировая ткань, полость тела; паразит обнаружен у двух змей в количестве 7 и 8 экз. Локализация *Sphaerirostris teres*, larvae – брыжейка; паразит обнаружен у двух змей в количестве 2 и 1 экз. (Кириллов, 2000).

**Хищники.** На Самарской Луке, в окрестностях с. Мордово, А.А. Кириллов (личное сообщение) наблюдал, как на медянку напал и съел ее белогрудый еж *Erinaceus concolor*. В сводке А.Г. Бакиева (2007) к потребителям обыкновенной медянки отнесены следующие обитающие в Самарской области позвоночные, включая домашние виды животных: 1 вид пресмыкающихся – обыкновенная медянка *Coronella austriaca* (каннибализм); 6 видов птиц – курица домашняя *Gallus gallus*, коршун черный *Milvus migrans*, сарыч *Buteo buteo*, змеяд *Circaetus gallicus*, неясыть обыкновенная *Strix aluco*, ворона *Corvus cornix*; 5 видов млекопитающих – еж белогрудый *Erinaceus concolor*, собака домашняя *Canis familiaris*, ласка *Mustela nivalis*, хорь лесной *Mustela putorius*, барсук *Meles meles*.

**Защитное поведение.** Характерной чертой медянки является выраженная агрессивность при невозможности скрыться. Змея в этой ситуации может сворачиваться в плотный клубок, широко раскрывает пасть, шипит, выбрасывает голову в сторону наблюдателя. Пойманная медянка, если с ней обращаться недостаточно деликатно, вырывается, брызгаясь экскрементами, и, как правило, кусается. Г.В. Шляхтин и соавторы (2005б) пишут: «В брачный период медянки особо подвижны и агрессивны» (с. 71). «Неволю эти неядовитые змеи переносят очень хорошо и, несмотря на свой буйный иногда нрав, приручаются и не кусают хозяина» (Понятский, 1931, с. 560).

**Состояние охраны.** Обыкновенная медянка охраняется в Жигулевском заповеднике, национальных парках «Самарская Лука» и «Бузулукский бор». Занесена в Красную книгу Самарской области с категорией 5/0 (условно редкий вид, тенденции численности неизвестны).

**Экземпляры коллекции ИЭВБ РАН.** Обыкновенные медянки, добытые в Самарской области, представлены 13 экземплярами.

№ 11/30. 1 S. ad. 06.07.2005 г. Ставропольский р-н, окрестности с. Фёдоровка. Епланова Г.В.

№ 69/235. 1 F. ad. 26.08.2007 г. Ставропольский р-н, окрестности с. Бахилова Поляна. Забиров С.

№ 71/237. 1 S. juv. 08.10.2007 г. Г. Тольятти, Центральный р-н. Мороз В.П.

№ 72/238. 1 M. ad. 15.08.2007 г. Г. Тольятти, Центральный р-н. Епланова Г.В.

№ 107/334. 1 S. juv. 2008 г. Ставропольский р-н, окрестности с. Мордово. Кириллов А.А.

№ 119/376. 1 S. juv. 15.09.2001 г. Сызранский р-н, окрестности с. Смолькино. Бакиев А.Г.

№ 129/411. 1 S. juv. 05.09.2002 г. Г. Тольятти, на шоссе между Комсомольском и Портпоселком. Бычек Е.

№ 133/418. 1 F. ad. 30.04.2002 г. Ставропольский р-н, р/х «Сускан». Бакиев А.Г., Литвинов Н.А., Кириллов А.А.

№ 138/437. 1 F. ad. 01.06.2002 г. Ставропольский р-н, окрестности с. Фёдоровка. Епланова Г.В.

№ 181/504-505. 2 S. ad. 10-14.05.2001 г. Кинельский р-н, Красносамарское л-во. Песков А.Н.

№ 209/578-579. 2 S. juv. 10-14.05.2001 г. Кинельский р-н, Красносамарское л-во. Бакиев А.Г., Литвинов Н.А.

#### 2.4. Узорчатый полоз *Elaphe dione* (Pallas, 1773)

Вид описан П.С. Палласом под биноменом *Coluber dione* (Pallas, 1773, S. 717). Оригинальное обозначение типовой территории в описании вида: «in desertis salsis versus mare Caspium, iterumque in arides, salsis, montosis ad Irтин», т.е. «в солончаковых степях у Каспийского моря, в сухих, солончаковых, горных местах при Иртыне». Указания на типовую территорию содержит вторая часть «Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs» Палласа (Pallas, 1773). Обратимся к переводу Ф.О. Туманского на русский язык второй части названной работы в двух книгах (Паллас, 1786а, б). Прежде, чем Палласом приводится биномен *Coluber dione* [во второй книге второй части его «Путешествия» (1786б, с. 181) в связи с находкой вида 13 июня 1771 г. в «Грачевской окрестности» на Иртыше], он в первой книге этой части сообщает о прибытии в сентябре 1770 г. в Челябинск студента Соколова. Соколов был послан Палласом в феврале 1770 г. «по окрестностям нижнего Яика и Хвалынского моря», т.е. по окрестностям нижнего течения Урала и окрестностям Каспийского моря. Паллас сообщает, что получил от студента «два новые рода змей, описанные в прибавлении под 38 и 39 номерами» (1786а, с. 426–427). Под 38 номером описан узорчатый полоз, «красивая сия и безвредная змейка находится по соленым местам в степях около Каспийского моря, также по сухим и соленым местам между гор по Иртышу» (1786б, с. 523). Таким образом, территорией, где Паллас отметил узорчатого полоза, являются прикаспийские солончаковые степи и правый берег Иртыша между Семипалатинском и Семиярском. Уточненная типовая территория, по Р. Мертенсу и Л. Мюллеру (Mertens, Müller, 1928, S. 47): Грачевский пост вблизи Семиярска (Семипалатинская область Казахстана). В определителе А.Г. Банникова и соавторов (1977) типовой территорией данного вида называется Южная Сибирь. Н.Б. Ананьева и соавторы

(2004, с. 146) характеризуют типовую территорию следующим образом: «„Вблизи Семиярска, в районе верхнего Иртыша, в Семипалатинской области” (Казахстан)».

Полозы на территории Самарской области впервые отмечены в научной литературе Л.Д. Морицем (1916). Описывая полоза «*Coluber quatuorlineata* var. *sauromates* Pall.» (с. 13) на Северном Кавказе, Мориц сообщает: «По всей вероятности к этому виду надо отнести и двух полозов, пойманных мной в 1901 году в Жигулевских горах Самарской губернии» (с. 15). Надо заметить, что узорчатый полоз внешне весьма схож с палласовым, или сарматским полозом *Elaphe sauromates* (Pallas, 1814), причем последний вид до последнего времени признавали подвидом четырехполосого полоза *Elaphe quatuorlineata* (Lacépède, 1789). А.М. Никольский (1916) в видовом очерке *E. quatuorlineata* отмечает: «Описываемый вид в особенности в молодом возрасте походит на *E. dione*. В своей работе „Herpetologia rossica“ я даже соединил их, признав за разновидность *E. dione*» (с. 136). Можно уверенно утверждать, что полозы, которых поймал Мориц на Самарской Луке, относятся к виду *E. dione* – единственному представителю рода лазающих полозов, обитающему здесь. А палласов полоз *E. sauromates* в Волжском бассейне севернее Калмыкии, Астраханской и Волгоградской областей не встречается, по крайней мере, в настоящее время.

Информация Морица о полозах в Жигулях, похоже, оставалась незамеченной до недавнего времени (Бакиев, 2006). И.С. Башкиров (1935) определил полоза, добытого им 18 июня 1933 г. в Жигулевском заповеднике, как *E. dione*. После выхода статьи Башкирова другие авторы стали отмечать *E. dione* в пределах Самарской области.

**Описание.** По нашим данным (1995–2009 гг.) длина (*L.*) в Самарской области достигает 840 мм (самцы) и 990 мм (самки) Длина самого крупного полоза, встреченного В.Г. Бариновым (1982) на Самарской Луке (1971–1979 гг.), равна 980 мм, а самого крупного полоза, встреченного В.П. Жуковым (1986) там же (1980–1985 гг.), – 767 мм. На севере Поволжья, по сведениям В.Г. Табачишина и Е.В. Завьялова (2000), максимальные размеры змей данного вида составляют 820 мм (самцы) и 865 мм (самки).

На основании наших данных, которые относятся к Волжскому, Ставропольскому и Сызранскому районам, внешние морфологические признаки узорчатого полоза в Самарской области можно охарактеризовать следующими цифрами: *L./L.cd.* 3,8–5,0 (самцы), 4,2–5,9 (самки); *Sq.* 21–27, обычно 25; *Ventr.* 183–206 (самцы), 188–212 (самки); *A.* 1/1; *Scd.* 61–72 (самцы), 59–69 (самки) пар; *Lab.* 7–9, обычно 8; *Temp.* 2+3, 2+4, реже 1+3, 2+2, 2+5, 3+3, 3+4, 3+5, 4+4, 4+5.

Ширина межчелюстного щитка значительно больше его высоты; сверху он хорошо виден и обычно вдаётся тупым углом в межчелюстные, ширина которых больше их длины. Вытянутый передненаружный угол теменного щитка, как правило, достигает лишь верхнего заглазничного щитка. Спинная чешуя со слабыми ребрышками, боковая – гладкая, без ребрышек. Брюшные щитки не имеют килей по краям брюха и не образуют ребра на его боках. Зрачок круглый.

Сверху серо-коричневого цвета; вдоль туловища проходят 4 широкие, нерезко очерченные, темно-коричневые полосы, из которых 2 средние продолжаются на хвосте. На спине заметны поперечные или косые пятна темного цвета, промежутки между которыми значительно больше их ширины. На верхней поверхности головы хорошо выражен специфический рисунок, который включает темную, с черными краями, поперечную дугообразную полосу, проходящую по задним частям предлобных и передней части лобного щитка и оканчивающуюся около передневерхнего края глаз. По бокам головы между задним краем глаза и углом рта проходит бурая полоса, окаймленная черным. Нижняя сторона тела окрашена в сероватые, розовые или оранжевые тона с темными пятнышками (рис. 10).

**Внутривидовая систематика.** До последнего времени специалисты продолжают относить узорчатого полоза к монотипическим видам. Описанный А.М. Никольским (1914) вид *Coluber czerskii* из Приморья вскоре называется разновидностью узорчатого полоза, отличающейся формой головы и длиной хвоста (Павлов, 1926); позже высказываются предположения, что эта распространенная на Дальнем Востоке форма, отличающаяся не только рисунком и окраской, но и меньшим количеством брюшных и подхвостовых щитков,

может быть отдельным подвидом узорчатого полоза (Obst, Scerbak, 1993). Описанные из Западной Сибири и Алтая подвиды *E. dione niger* Golubeva, 1923 и *E. d. tenebrosa* Sobolevsky, 1929, отличающиеся отсутствием рисунка и темной окраской тела, в настоящее время не признаются, оба триномена сведены в младшие синонимы *E. dione* и являются невалидными.



Рис. 10. Узорчатый полоз

Изменения в сложившиеся представления о внутривидовой дифференциации вносит новая информация. Полученные методом полимеразной цепной реакции, с использованием молекулярных маркеров РАПД, данные свидетельствуют в пользу того, что узорчатый полоз не является монотипическим видом, разделяясь на западную и восточную группы, причем дальневосточные экземпляры ближе к двухпятнистому полозу *E. bimaculata* Schmidt, 1925, нежели к представителям своего же вида, обитающим западнее. У западных *E. dione* отмечены различные с дальневосточными *E. dione* (и *E. bimaculata*) сроки инкубации яиц: у последних они короче (Смирнова и др., 2003). Как известно (Корнева, 1981), самки из восточных популяций дольше вынашивают яйца, и эмбрионы к моменту откладки яиц у них находятся в более позднем периоде развития. На основании анализа полученных различий узорчатых полозов с Дальнего Востока предлагается отнести к подвиду *E. d. czerskii* (Nikolsky, 1914) (Смирнова и др., 2003; Ананьева и др., 2004), при этом статус особей из Китая, относимых ранее к *E. bimaculata*, скорее всего, соответствует подвидовому *E. d. bimaculata* Schmidt, 1925 (Смирнова и др., 2003). В связи с предложением рассматривать двухпятнистого полоза в качестве подвида *E. dione* можно упомянуть таксономическую ревизию группы лазающих полозов Старого Света Н. Хелфенбергера (Helfenberger, 2001, цит. по: Боркин, 2003б), основанную на комплексе признаков (топография висцеральных органов, остеология, генетическая изменчивость белков). Согласно Хелфенбергеру, *E. dione*

и *E. bimaculata* относятся к близким, но разным группам видов – соответственно *E. quatuorlineata* и *E. climacophora*, т.е. уровень различий между узорчатым и двухпятнистым полозами выше подвидового.

Если придерживаться точки зрения о подвидовом уровне различий «западных» и «восточных» *E. dione*, то надо признать, что в Самарской области распространен номинативный подвид *E. d. dione* (Pallas, 1773). Сейчас такое деление на подвиды представляется преждевременным.

**Распространение.** Ареал простирается от Левобережной Украины и Закавказья через Волго-Уральское междуречье, Среднюю Азию и Казахстан до Приморья, Кореи и Северного Китая (Банников и др., 1977; Ананьева и др., 1998).

Через Самарскую область проходит северная граница ареала. Вид встречен на Самарской Луке и в черте г. Самара. Места находок отмечены на рис. 11.

Информация об обитании узорчатого полоза в городской черте Тольятти (Бакиев, 1998) не находит достаточного подтверждения. Установленной причиной встречи особи данного вида в 1990 г. в центре Автозаводского района Тольятти является побег змеи из террариума. Находки еще двух узорчатых полозов в середине 1990-х гг. на территории лесопарковой зоны г. Тольятти, вероятно, обусловлены выпуском змей, завезенных в город из правобережной части Ставропольского района Самарской области (Бакиев, Ратников, 2003). В июне 2006 г. один мертвый экземпляр доставлен жителем Комсомольского района Тольятти в ИЭВБ РАН. По словам этого жителя, он обнаружил змею у себя в квартире многоэтажного дома и, испугавшись, убил ее. Мы полагаем, что и эта змея завезена людьми в город.

**Стации и обилие.** Излюбленные места зимовок и летнего обитания – поросшие кустарником и травой каменистые склоны гор и оврагов восточной, южной и западной экспозиции (рис 13). Нами отмечены зимовки узорчатых полозов внутри населенных пунктов – в селах Жигули, Мордово и Переволоки на Самарской Луке. Во время сезонных миграций полозы могут удаляться от зимовальных мест на расстояние до 3 км (Шапошников, Жуков, 1988).

Мы отмечали максимальную локальную плотность (до 3 экз./га) на южных склонах Жигулевских гор в Национальном парке «Самарская Лука» во второй половине апреля 1995 г. В.Г. Баринов (1982) в 1971–1979 гг. отмечает в некоторых местах Самарской Луки 7 и даже 11 особей на километр маршрута (табл. 12). В.М. Шапошников и В.П. Жуков (1988) подчеркивают, что считают данные Баринова завышенными, указывая здесь более низкую максимальную встречаемость в 1969–1985 гг. – до 6 экз./км – даже в скоплениях змей на небольших участках, а в Левобережье – на Лысой горе и в Студеном овраге – 0,01 экз./км (табл. 13). По нашим данным (16 апреля 2000 г.), относящимся к Лысой горе и Студеному оврагу, значение встречаемости на порядок выше, т.е. 0,1 экз./км (на 20 км учетного маршрута встречено 2 особи – взрослые самки).

Таблица 12

Среднее число узорчатых полозов на 1 км маршрута (по: Баринов, 1982)

Место учета	Общая длина маршрутов, км	Годы исследования						
		1971	1972	1973	1976	1977	1978	1979
район Бахиловой горы	26,0	2,0	2,3	1,8	2,5	2,5	2,0	2,5
район Змеинового затона	32,0	8,0	11,0	4,5	2,5	3,0	4,0	4,0
район Лбище	2,4	–	–	–	–	–	–	4,5
район с. Мордово	1,5	–	–	–	–	–	–	7,0

Д.В. Магдеев (1999) сообщает, что на Самарской Луке «за весеннее-летний период отмечается 2-3 встречи» (с. 197).

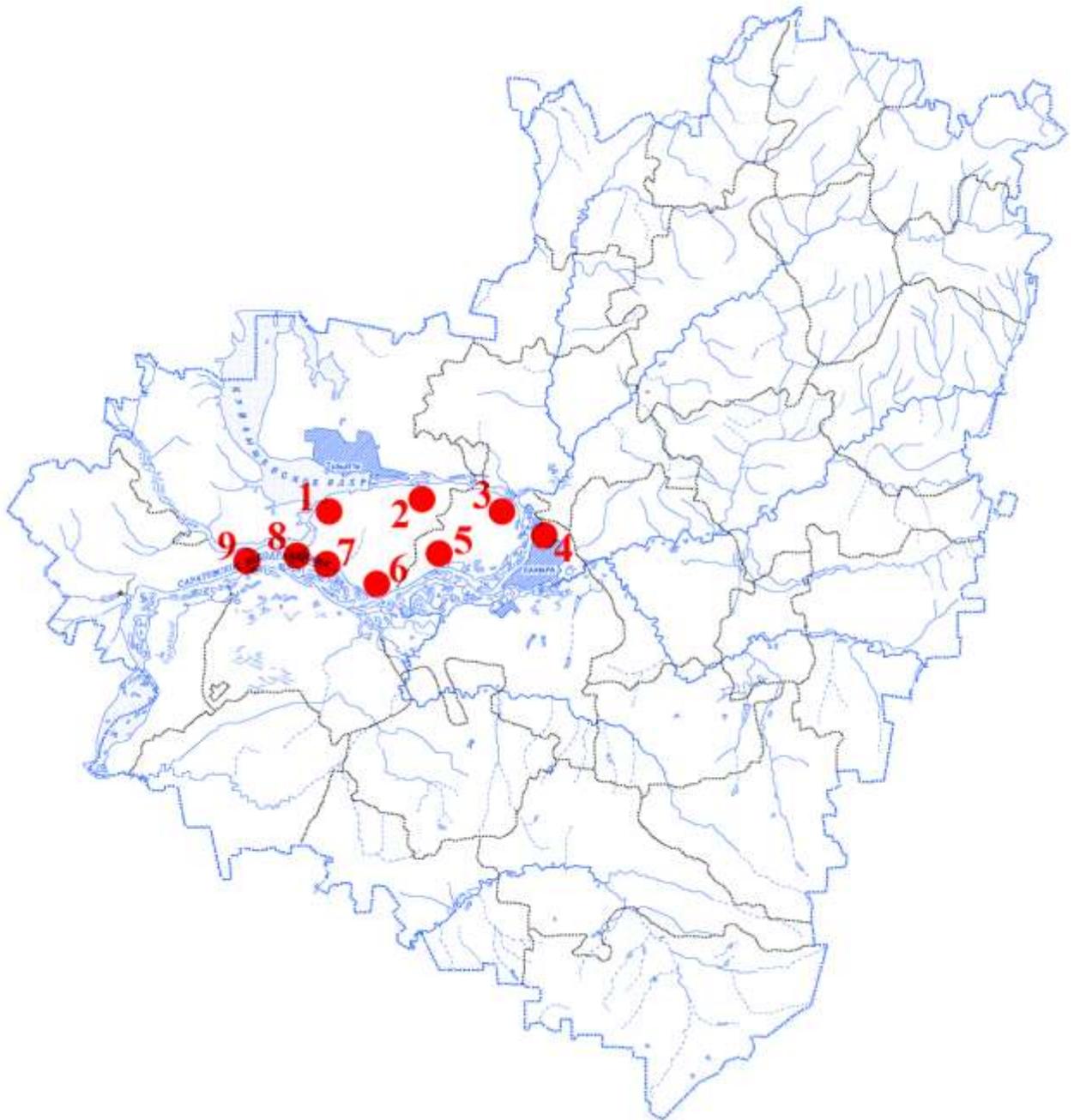


Рис. 11. Места находок узорчатого полоза в Самарской области: 1 – Ставропольский р-н, гора Лепешка, Молодецкий курган, с. Жигули (Шапошников, Жуков, 1988; Бакиев, Файзулин, 2002б; Бакиев, 2004б), 2 – Ставропольский р-н, Жигулевский заповедник (Баринов, 1982; Шапошников, Жуков, 1988; Бакиев, Файзулин, 2002б; Бакиев и др., 2003а; Бакиев, 2004б), 3 – Волжский р-н, Верблюд-гора, окрестности с. Крестовая Поляна и с. Ширяево (Шапошников, Жуков, 1988; Бакиев, Файзулин, 2002б; Бакиев, 2004б), 4 – Студеный овраг и Лысая гора в черте г. Самара (Шапошников, Жуков, 1988; Бакиев, Файзулин, 2002б; Бакиев, 2004б), 5 – Волжский р-н, окрестности с. Шелехметь, берег Змеиного затона (Баринов, 1982; Шапошников, Жуков, 1988; Бакиев, Файзулин, 2002б; Бакиев, 2004б), 6 – Ставропольский р-н, окрестности с. Мордово, пос. Новый Путь, пос. Лбище и с. Ермаково (Баринов, 1982; Бакиев, Файзулин, 2002б; Шапошников, Жуков, 1988; Бакиев, Файзулин, 2002б; Бакиев, 2004б), 7 – Ставропольский р-н, окрестности с. Малая Рязань (Бакиев, Файзулин, 2002б; Бакиев, 2004б), 8 – Сызранский р-н, с. Переволоки (Бакиев, Файзулин, 2002б; Бакиев, 2004б), 9 – Сызранский р-н, правый берег Волги между Первомайским и Печерским (Бакиев, 2004б)



Рис. 12. Стация узорчатого полоза (Сызранский р-н, окрестности с. Переволоки)

Среднее число узорчатых полозов на 1 км маршрута (по: Шапошников, Жуков, 1988)

Место учета (районы)	Сравниваемые периоды	
	1969–1975 гг.	1976–1985 гг.
Змеиный затон	0,3–0,4	0,1–0,2
гора Бахилова	0,3–0,4	0,5–0,6
гора Лысая и Студеный овраг	0,01	0,01
Верблюдо-гора	0,1–0,2	0,2–0,3
Крестовый овраг	0,5–0,6	0,7–0,8
Молебный овраг	0,2–0,8	0,1–0,2
Молодецкий курган	0,08–0,1	0,09–0,15
Лбище (скопления змей на небольшом участке)	3–4	3–4
с. Мордово (скопления змей на небольшом участке)	3–5	5–6

**Сезонная и суточная активность.** В.Г. Баринов (1982) пишет об узорчатых полозах на Самарской Луке: «С зимовки выходят в конце апреля. Впадают в спячку во второй половине сентября-октября» (с. 123). В.М. Шапошников и В.П. Жуков (1988) утверждают: «Узорчатый полоз в Куйбышевской области активен с 20-х чисел апреля месяца (в случае ранней и теплой весны) или с первых чисел мая (в случае поздней и холодной весны). В спячку уходит в первой половине октября: последние встречи приходятся на 16–17 октября» (с. 26). В публикации А.Н. Пескова и соавторов (2003б) приводятся следующие крайние даты первых и последних встреч в Жигулевском заповеднике: 5 апреля (1987 г.) и 19 октября (1998 г.). Самая ранняя встреча в черте г. Самара зафиксирована нами 16 апреля 2000 г.

«Узорчатый полоз – преимущественно дневное животное» (Чернов, 1953б, с. 216). По имеющимся данным, в Среднем Поволжье узорчатый полоз ведет дневной образ жизни (Бакиев, 2004б). Самая ранняя встреча на Самарской Луке отмечена в 8 часов, самая поздняя – в 20 (Жуков, 1986; Шапошников, Жуков, 1988). На территории Поволжья, в летний период, цикл активности змеи становится двухвершинным, когда выделяются утренний и вечерний пики, тогда как весной он одновершинный; даже в жаркое летнее время в условиях юга Астраханской области узорчатые полозы не отмечены ночью (Табачишин, Завьялов, 2000). Из еще более южных регионов, расположенных за пределами Волжского бассейна, известно, что в жаркую погоду змеи данного вида могут переходить к сумеречной активности: в Северном Таджикистане данный вид «встречался, как и щитомордник, после 19–20 часов, а в дневные часы – после дождя» (Перешкольник, 1968, с. 20).

**Термобиологические исследования.** 10 мая 2009 г. в 14 часов 45 минут на даче в с. Переволоки Сызранского района нами был найден под листом фанеры крупный полоз ( $L.=650$  мм,  $L. cd.=160$  мм, масса 121,6 г). При температуре в убежище  $18,8^{\circ}\text{C}$  температура в пищеводе полоза оказалось равной  $27,7^{\circ}\text{C}$ . По личному сообщению А.А. Поклонцевой, отловленная ею в окрестностях Переволок 17 октября 2009 г. в 13 часов 40 минут мелкая особь ( $L.=258$  мм,  $L. cd.=59$  мм) имела  $19,8^{\circ}\text{C}$  в пищеводе при температуре поверхности субстрата  $18,8^{\circ}\text{C}$ .

Н.А. Литвинов (2004) пишет о термобиологии узорчатого полоза на северном пределе распространения в Волжском бассейне (Ставропольский район, окрестности с. Жигули) следующее.

«Взрослый самец ( $L.=690$  мм,  $L. cd.=175$  мм) был встречен нами в Жигулях 1 мая 2001 г. в 14 часов 45 минут в известняковой нише в 5–7 м от воды при температурах: воздуха на метровой высоте  $21,9^{\circ}\text{C}$ , приземного слоя  $26,4^{\circ}\text{C}$ . Температура субстрата оказалась равна  $27,3^{\circ}\text{C}$ . Температуры тела таковы: пищевода –  $30,7^{\circ}\text{C}$ , клоаки –  $27,1^{\circ}\text{C}$ , поверхности спины –  $24,4^{\circ}\text{C}$ , брюха –  $27,3^{\circ}\text{C}$ , горла –  $27,1^{\circ}\text{C}$ , на лобном щитке –  $26,5^{\circ}\text{C}$ . Превышение температуры пищевода над остальными следующие: над ректальной – на  $3,6^{\circ}\text{C}$ ; температурой спины – на

6,3°C; живота – на 3,4°C; над температурой приземного воздуха – на 4,3°C и субстрата – на 3,4°C. Полоз находился в полутени, образованной зарослями орешника и дуба.

Два других полоза встречены в Жигулях под листьями шифера в первой декаде мая 2000 г. Оба оказались самцами. Температура субстрата 23,6°C, воздуха в тени на высоте 1 м – 13,7°C. У более мелкого полоза температура пищевода оказалась равной 22,1°C, температура поверхности спины – 19,8°C, поверхности живота – 19,3°C при температуре под шифером 23,9°C. У более крупного полоза температура пищевода была 28,3°C, поверхности живота – 23,6°C, спины – 24,4°C, под шифером – 23,3°C.

29 апреля 2001 г., в этом же месте, также под шифером, найден еще один самец при температуре воздуха 25,2°C, субстрата – 30,7°C, под шифером – 32,2°C. При этом температуры его тела составили: в пищеводе – 27,4°C, в клоаке – 28,2°C, на поверхности живота – 30,1°C, спины – 30,3°C, пилеуса – 30,1°C, горла – 28,7°C.

Превышение температуры пищевода над остальными оказалось следующим: больше, чем в клоаке – на 3,6°; спины – на 6,3°; живота – на 3,4°; приземного воздуха – на 4,3° и субстрата – на 3,4°. Все температурные показатели тела этого полоза оказались значительно ниже температуры в убежище, где он находился. Вероятнее всего, это именно тот случай, когда змея вынуждена использовать физиологические механизмы терморегуляции, поддерживая температуру своего тела ниже критического порога» (Литвинов, 2004, с. 127).

**Размножение.** Половозрелость наступает, видимо, на 3–4 году жизни (Тертышников, 2002). Самки длиной менее 60 см еще не половозрелы (Чернов, 1954). Брачный период, по относящимся к Саратовской области сведениям (Завьялов и др., 2002; Шляхтин и др., 2005б), начинается вскоре после выхода из зимовальных убежищ, чаще в первой половине мая. Продолжительность копуляции составляет 24–40 часов (Смирнова и др., 2003).

По данным с юга междуречья Волги и Урала, в яйце, отложенном самкой 23 июня, оказался вполне сформировавшийся, но еще не одетый чешуйчатым покровом зародыш длиной 11 мм (Чернов, 1954). «В условиях Волгоградской области яйцекладка узорчатого полоза бывает в конце июня и в июле. Самка откладывает от 5 до 16 яиц» (Кубанцев и др., 1962, с. 163). В Казахстане, как пишет К. П. Параскив (1956, с. 164), «яйца длиной 50–52 мм». В Саратовской области кладка яиц отмечается с конца июня до второй половины июля, их количество в кладке варьирует от 3 до 14, размеры составляют 18,2–25,0×36,0–46,1 мм (Табачишин, Завьялов, 2000; Завьялов и др., 2002; Шляхтин и др., 2005б).

У нас имеется следующая информация о плодовитости самок, отловленных в Самарской области на Самарской Луке. В яйцеводах вскрытых А.А. Кирилловым (личное сообщение) самок 28 июня 1997 г. и 15 июня 2004 г. длиной (*L.*) 795 мм и 770 мм отмечено 14 и 12 яиц соответственно. В террариуме у В.П. Жукова (личное сообщение) самка, которая была поймана, будучи беременной, отложила 12 яиц.

Согласно данным, полученным в Тульском экзотариуме, инкубация яиц западных *E. dione* (от Донецка до Алтая) продолжается в среднем 23–24 дня (Смирнова и др., 2003). По сведениям из Саратовской области (Табачишин, Завьялов, 2000; Завьялов и др., 2002) инкубационный период при температуре 23,5–31,9°C продолжается 25–28 дней, появление сеголеток с длиной туловища (*L.*) 211–230 мм отмечается со второй половины августа.

В условиях неволи самка может приносить 2 кладки в год (Рябов, 1999).

**Линька.** Первая линька происходит на 6–10 сутки со дня надреза оболочки яйца первым новорожденным из кладки (Поповская, 2001). Взрослые полозы, пойманные в Самарской области, линяли в террариуме с мая по сентябрь 3–4 раза.

**Продолжительность жизни.** На Самарской Луке отмечена пара полозов, в течение 6 лет встречавшаяся в одном и том же месте (Баринов, 1982).

**Питание.** Нами в желудке полоза, пойманного в Ставропольском районе, у с. Жигули (май 1995 г.), обнаружена полевка, не определенная до вида. В.М. Шапошниковым и В.П. Жуковым (1988) приводятся следующие сведения о составе рациона на Самарской Луке: грызуны – 87,5%, из них 40% приходится на рыжую полевку, ящерицы – 8,4%, яйца и птенцы мелких воробьиных – 4,1%. М.С. Горелов (1992) в статье, посвященной низшим

наземным позвоночным Самарской области, сообщает об узорчатом полозе: «Кормится в основном грызунами, изредка яйцами и птенцами» (с. 152).

П.А. Положенцев (1937, 1941) в книге о животном мире Среднего Поволжья пишет, что узорчатый полоз питается мышевидными грызунами и рептилиями, включая ядовитых змей и себе подобных. Случай каннибализма у данного вида в неволе описывает С.П. Нарбаева (2003).

В.А. Киреев (1983) отмечает: «Полозы хорошо лазают по деревьям, где поедают яйца птиц и их птенцов. Заметив полоза у своего гнезда, птицы обычно поднимают тревогу, на их голоса слетаются другие пернатые и с криками летают вокруг грабителя. Это мало беспокоит змею. Подняв голову и придав телу нужный угол для броска, она сохраняет полную неподвижность, но стоит неосторожной птице приблизиться на доступное расстояние, полоз молниеносно схватывает ее на лету» (с. 98). На Самарской Луке узорчатый полоз был обнаружен И.С. Башкировым, скорее всего, именно при такой попытке разорить птичье гнездо. Башкиров (1935) сообщает про эту находку: «Наша змея добыта 18/VI 1933 г. на Бахиловой поляне (западная граница жигулевского заповедника), в устье оврага, поросшем липой и березняком. Это довольно крупный (около 100 см) экземпляр был замечен в 16 час. благодаря беспокойству птиц, порхавших над землей. Видимо, полоз пытался проникнуть к гнезду» (с. 240).

Птичьи яйца полоз заглатывает, раздавливая скорлупу нижними отростками позвонков гипапофисами, надавливая ими на дорсальную стенку пищевода. Наблюдения за узорчатыми полозами в неволе показывают, что крупные змеи легко справляются с заглатыванием перепелиных яиц. Грызунов размером с взрослую мышшь они, перед тем как проглотить, душат кольцами тела и смачивают слюной, а голых мышат и крысят поедают живьем.

**Паразиты.** Данных из Самарской области нет. Методом полного паразитологического вскрытия А.А. Кирилловым (личное сообщение) исследовано 5 полозов, отловленных на Самарской Луке, но гельминтов у них не обнаружено.

**Хищники.** В сводке А.Г. Бакиева (2007) к потребителям узорчатого полоза отнесены следующие обитающие в Самарской области позвоночные, включая домашние виды животных: 1 вид пресмыкающихся – узорчатый полоз *Elaphe dione* (каннибализм); 7 видов птиц – коршун черный *Milvus migrans*, могильник *Aquila heliaca*, орел степной *Aquila nipalensis*, сарыч *Buteo buteo*, курганник *Buteo rufinus*, змеяд *Circaetus gallicus*, филин *Bubo bubo*; 4 вида млекопитающих – волк *Canis lupus*, лисица *Vulpes vulpes*, барсук *Meles meles*, кошка домашняя *Felis silvestris*.

**Защитное поведение.** «Хорошей защитой *E. dione* от врагов является быстрое передвижение в укрытия или на ветви деревьев», – пишут Е.А. Дунаев и В.Ф. Орлова (2003, с. 162). В качестве убежищ эта змея использует различные искусственные сооружения, старые норы грызунов и береговых ласточек (Чернов, 1954). Потревоженные в норе, полозы надолго покидают ее (Шапошников, Жуков, 1988). При поимке узорчатый полоз иногда кусается. В состоянии возбуждения он вибрирует кончиком хвоста. Нам известен случай, когда в Самарской области рассердившийся полоз был принят хозяевами дачного участка из-за вибрации хвостом по металлической крыше домика за «ядовитую гремучую змею». Считается, что подражая с помощью «трещетки» щитоморднику, полоз усиливает эффект мимикрии для отпугивания врагов, поскольку в местах совместного обитания узорчатого полоза и щитомордников отмечается его сходство с ними в окраске и рисунке тела (Крюков, 2004).

**Состояние охраны.** Узорчатый полоз охраняется в Жигулевском заповеднике и Национальном парке «Самарская Лука». В Левобережье находится под угрозой исчезновения из-за высокой рекреационной нагрузки и застройки прибрежных территорий в Кировском и Красноглинском р-нах г. Самара. Занесен в Красную книгу Самарской области с категорией 3/Б (весьма редкий вид, плавно снижающий численность).

**Экземпляры коллекции ИЭВБ РАН.** Узорчатые полозы, добытые в Самарской области, представлены 8 экземплярами.

№ 54/218. 1 S. ad. 2006 г. Г. Тольятти, Комсомольский р-н. Живой полоз найден и убит жильцами в квартире. Петрушов А.В.

№ 74/240. 1 F. ad. 29.06.2008 г. Сызранский р-н, г. Октябрьск. Крутских Е.

№ 110/359. 1 F. ad. 01.07.1990 г. Ставропольский р-н, Жигулевский заповедник, кв. 34. Кочкаров Н.

№ 114/369. 1 M. ad. 14.07.2001 г. Ставропольский р-н, с. Жигули. Епланова Г.В.

№ 128/409-410. 2 M. ad. 05.05.2002 г. Сызранский р-н. Песков А.Н.

№ 189/525. 1 S. ad. 18.07.2005 г. Сызранский р-н, с. Переволоки. Бакиев А.Г.

№ 192/528. 1 S. ad. 15.06.2004 г. Ставропольский р-н, Мордовинская пойма. Кириллов А.А.

## 2.5. Обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Linnaeus, 1758)

Вид описан К. Линнеем под названием *Coluber berus*. По оригинальному обозначению (Linnaeus, 1758, p. 217), типовая территория вида – Европа. Однако после изучения типового материала (Mertens, Müller, 1940, S. 55) произведено ограничение типовой территории. Уточненная типовая территория (*terra typica restricta*) – Упсала (Швеция).

Обыкновенная гадюка *Vipera berus* обозначалась для Самарской области и отдельных регионов, охватывающих ее территорию, следующими латинскими названиями.

*Coluber berus* – Pallas, 1771: 157; Falk, 1786: 413; Georgi 1801: 1879; Зябловский, 1810: 266; Никольский, 1916: 227; Бажанов, 1930: 69; Положенцев, 1935: 90.

*Coluber melanis* – Pallas, 1771: 157, 460; Паллас, 1773: 237, 16 «Прибавления»; Gmelin, 1789: 1087; Georgi, 1801: 1878; Зябловский, 1810: 266.

*Coluber berlus* – Паллас, 1773: 236.

*Vipera melaenis* – Pallas, [1814]: 52; Eichwald, 1831: 172; Двигубский, 1832: 29.

*Pelias berus* – Двигубский, 1832: 28.

*Vipera nikolskii* – Ведмедеря и др., 1986: 84; Ананьева и др., 1998: 551; 2004: 205; Вехник, Саксонов, 1998: 307; Орлова, Семенов, 1999: 445; Дунаев, Орлова, 2003: 313; Ясюк, 2009: 35.

*Vipera nikolsky* – Кудрявцев, Мамет, 1998: 16.

*Vipera nikolskye* – Магдеев, 1999: 197.

*Vipera (Pelias) berus* – Ананьева и др., 2004: 190.

*Vipera (Pelias) nikolskii* – Ананьева, Орлов, 2005: 154; Великов и др., 2006: 41.

*Vipera (Pelias) [berus] nikolskii* – Bakiev u. a., 2005: 293.

*Vipera nikolski* – Ясюк, 2009: 77.

**Описание.** По нашим данным (1995–2009 гг.), в Самарской области длина тела (*L.*) достигает 625 мм (самцы) и 745 мм (самки). По данным В.Г. Барина (1971–1979 гг.), на Самарской Луке размеры (*L.*) достигают у самцов 690 мм, у самок 746 мм (табл. 14), а рекордно крупный экземпляр (пол не определен) имел длину 765 мм и массу 287 г (Барин, 1982).

Характеристика внешних морфологических признаков обыкновенной гадюки из городской лесопарковой зоны Самары приведена в одной из наших публикаций (Бакиев и др., 2000) (табл. 15).

На основании наших данных, которые относятся к Волжскому, Ставропольскому и Шигонскому районам, значения внешних морфологических признаков следующие: *L./L.cd.* 5,2–9,2 (самцы), 6,4–11,8 (самки); *Sq.* 19–23, обычно 21; *Ventr.* 134–152 (самцы), 145–162 (самки); *A.* 1, очень редко 1/1; *Scd.* 33–50 (самцы), 26–41 (самки) пар; *Lab.* 7–10, обычно 8–9.

Таблица 14

Размеры и масса обыкновенной гадюки на Самарской Луке (по: Баринов, 1982)

Пол	n	Длина туловища, мм			Длина хвоста, мм			Масса, г		
		мин.	макс.	ср.	мин.	макс.	ср.	мин.	макс.	ср.
Самцы	18	485	690	586,4	64	109	99,3	96	254	215,5
Самки	26	450	746	648,8	62	101	89,5	112	316	239,4

Таблица 15

Характеристика внешних морфологических признаков обыкновенной гадюки из г. Самара (по: Бакиев и др., 2000)

Признак	Пол	n	min-max	M±m
<i>Ventr.</i>	самцы	59	134–151	145,3±0,45
	самки	19	145–156	149,0±0,67
<i>Sq.</i>	самцы и самки	79	19–23	21,01±0,08
<i>Lab.</i>		78	7–10	8,62±0,07
<i>C. oc.</i>		28	7–10	8,07±0,16
$h_2 \text{ Lab.} / h_3 \text{ Lab.}$		71	0,64–1,46	1,03±0,02
$h \text{ n. r.} / L \text{ n. r.}$		26	1,06–1,80	1,43±0,04
$L \text{ fr.} / Lat \text{ fr.}$		70	0,89–1,50	1,16±0,02

У обыкновенной гадюки кончик морды закруглен. Носовое отверстие прорезано в середине носового щитка. С межносным щитком на верхнем переднем крае морды соприкасаются 2 апикальных чешуйки. Зрачок вертикальный.

Радужная оболочка глаз темно-коричневая. Окраска тела взрослых черная (рис. 13). Молодые имеют серовато-коричневую окраску с темным зигзагообразным рисунком на спине (рис. 14). Светлые пятнышки, хорошо выраженные на верхнегубных щитках молодых особей, могут с возрастом исчезать. Кончик хвоста снизу желтоватого цвета (от бледно-желтого до желто-оранжевого), хвост бывает полностью черным только у половозрелых самцов.

**Систематика.** В последнее время признаются подвиды *Vipera berus berus* (Linnaeus, 1758) и *V. b. bosniensis* Boettger, 1889. При этом сахалинская гадюка считается самостоятельным видом *V. sachalinensis* Tzarevsky, 1916 или подвидом *V. b. sachalinensis*. Подвидовая форма *V. b. seoanei* Lataste, 1879 стала рассматриваться в качестве самостоятельного вида *V. seoanei*. Гадюка Никольского выделяется либо как самостоятельный вид *V. nikolskii* Vedmederja et al., 1986, либо как отдельный подвид обыкновенной гадюки *V. b. nikolskii*, либо как внутривидовая форма номинативного подвида *V. b. berus*. Мы (Павлов и др., 2004а; Bakiev u.a., 2005; Бакиев и др., 2008б; Маленев и др., 2009а) признаем гадюку Никольского подвидом *V. b. nikolskii*.

Остановимся на некоторых мнениях о систематике гадюк комплекса *Vipera berus*, населяющих Самарскую область. В определителе П.В. Терентьева и С.А. Чернова (1949) они относятся к типичному подвиду *V. b. berus*, кроме которого в пределах СССР признается распространенный на Дальнем Востоке подвид *V. b. sachalinensis*. Последнего мнения придерживаются в позднее вышедших работах П.В. Терентьев (1961), А.Г. Банников и соавторы (1977), В.И. Гаранин (1983). Однако Н.Б. Ананьева и соавторы (1998) наряду с номинативным подвидом *V. b. berus* отмечают в Среднем Поволжье монотипический вид под названием «гадюка Никольского, или лесостепная гадюка *Vipera (Pelias) nikolskii*», о распространении которого пишут: «Населяет лесные и лесостепные районы Украины и европейской России к югу от линии Канев – Курск – Тамбов – Бузулук. По влажным луговым и лесным поймам и лесным долинам рек проникает на восток в степные районы Саратовской и Самарской областей. До сих пор точно не установлены границы ареала на юге



Рис. 13. Обыкновенная гадюка (взрослая)



Рис. 14. Обыкновенная гадюка (молодая)

и востоке. Типовая серия была собрана и описана из окрестностей города Харькова. Долгое время считали, что это лишь цветовая форма *V. berus*, так как практически во всех популяциях в западной и центральной части ареала обыкновенной гадюки нередко встречаются меланисты. Однако дальнейшее изучение морфологии и экологии черной лесостепной гадюки убедило исследователей в видовой самостоятельности этой формы» (с. 552). В публикации А.В. Павлова и соавторов (2004а) уточняется, что авторы видового описания гадюки Никольского (Ведмедеря и др., 1986) ошибочно указали пункт Бузулук при обозначении северной границы распространения вида, подразумевая вместо Бузулука Бугульму. К.Д. Мильто (2003б) указывает на распространение черной лесостепной гадюки «от Приднепровской возвышенности на западе до Приволжской возвышенности на юго-востоке и до предгорий Южного и Среднего Урала на северо-востоке» (с. 57). Р.В. Ефимов и соавторы (2008б) считают, что долина р. Волга является восточным пределом распространения вида *V. nikolskii*, отмечая на рисунке (с. 150) зону вероятной гибридизации (*V. berus* × *V. nikolskii*) как заканчивающуюся на востоке Самарской Лукой. В Левобережье и на севере Правобережья Самарской области, судя по этому рисунку, гадюка Никольского и ее гибриды не отмечены. Наша точка зрения сводится к тому, что обыкновенная гадюка, населяющая Самарскую область, представлена здесь «популяциями, совмещающими в себе признаки двух подвидов – номинативного *Vipera berus berus* и лесостепного (гадюки Никольского) *V. b. nikolskii*» (Маленев и др., 2009а, с. 247). Так, обитающие здесь гадюки имеют типичные для *V. b. nikolskii* окраску покровов тела и структуру гемипенисов (К.Д. Мильто, личное сообщение), промежуточные между *V. b. berus* и *V. b. nikolskii* признаки фолидоза (А.И. Зиненко, личное сообщение), а по результатам секвенирования гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК идентифицируются как *V. b. berus* (Kalyabina-Hauf et al., 2004).

**Распространение.** Населяет Среднюю и Северную Евразию. Северная граница ареала доходит в Финляндии до 68° с. ш. (Никольский, 1916), на Кольском полуострове переходит Полярный круг (Банников и др., 1977); на юге доходит примерно до 45° с. ш. (Ананьева и др., 1998). В азиатском регионе наиболее северные точки приходятся на 61° и 63°30' с. ш. (Боркин, Кириллов, 1981; Ларионов, 1977). С запада на восток встречается от Англии до востока Читинской области, северо-запада Китая и Монгольского Алтая (Ананьева и др., 1998), если считать, что дальневосточные области и о. Сахалин населяет вид *V. sachalinensis* Tzarewsky, 1916, а не подвид *V. b. sachalinensis*. Обитание на юге ареала в Поволжье тесно связано с районами, подверженными высокому увлажнению, и приурочено, главным образом, к поймам рек (Шляхтин и др., 2001).

Через Самарскую область проходит южная граница ареала. Достоверные места находок обозначены на рис. 15.

**Стации и обилие.** Успешная зимовка гадюк проходит в земле ниже слоя промерзания. Зимуют они «в гурдах хвороста, валежника, под корнями деревьев, в пустотах почвы, норах грызунов, трещинах скал, карстовых воронках, на глубине 0.5–2 м» (Горелов и др., 1992, с. 179). Оптимальные условия для переживания неблагоприятного периода складываются на участках, отличающихся: 1) наиболее продолжительной (чаще южной или юго-восточной) экспозицией, определяющей повышенную инсоляцию и, как следствие, хорошую прогреваемость; 2) значительной глубиной почвенного слоя (30–70 см) или пустотами; 3) стабильным гидрологическим режимом; 4) определенной структурой древесно-кустарниковой и травянистой растительности. Сочетание данного комплекса средовых параметров определяет защищенность зимних убежищ от влияния низких зимних температур. Средняя температура почвы в горизонте размещения обнаруженных зимовальных камер не падает зимой ниже +0,5...+4,5°С (Дробенков, 2001).

Результаты повторных отловов меченых гадюк позволили установить, что отдельные особи возвращаются из года в год в одну и ту же зимовочную нору (Куранова, Колбинцев, 1981). Обыкновенная гадюка придерживается полей, опушек, вырубков, просек, берегов водоемов и тому подобных экотонных в смешанных лесах или около них (рис. 16). Выбор

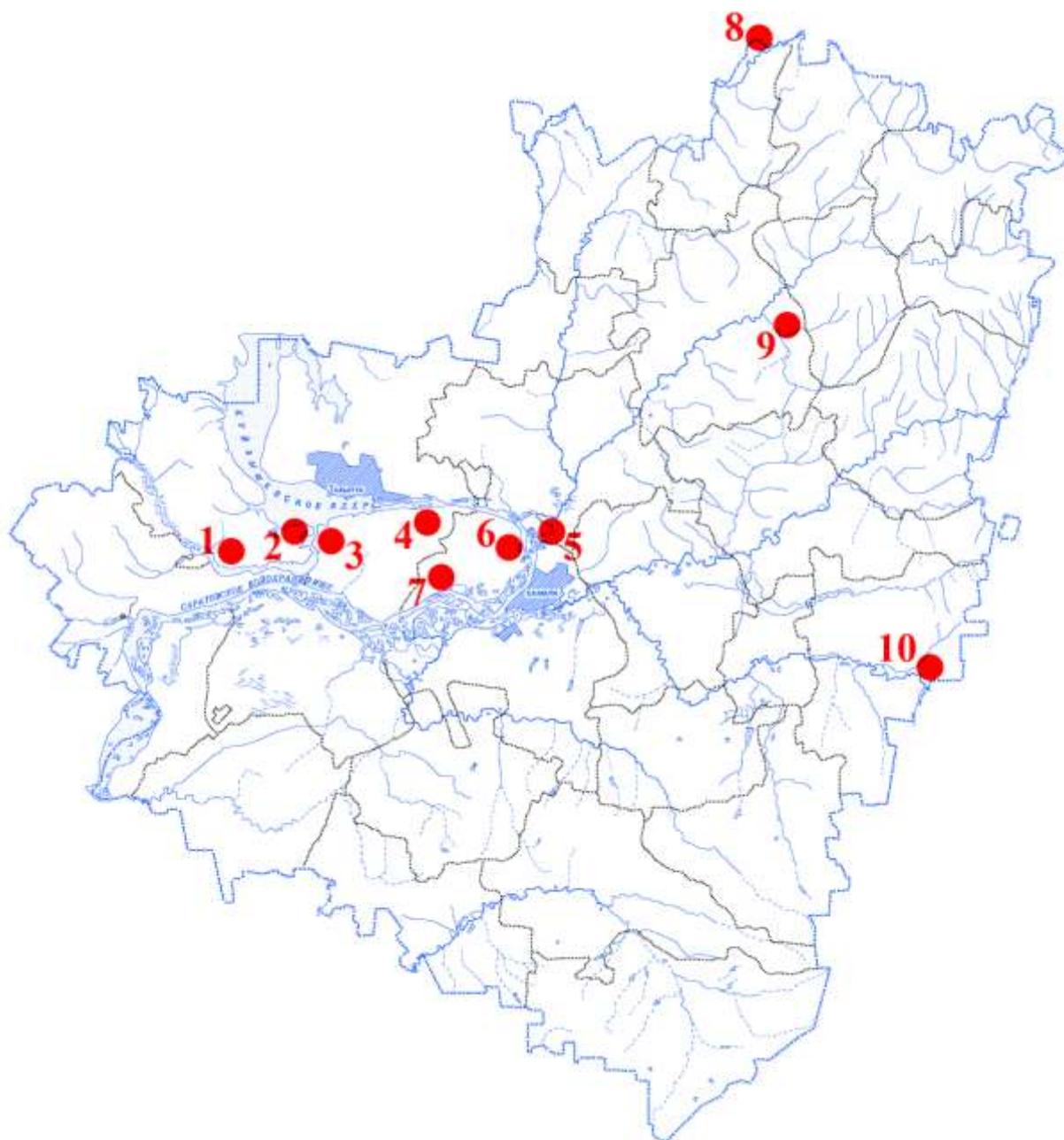


Рис. 15. Места находок обыкновенной гадюки в Самарской области: 1 – Шигонский р-н, окрестности с. Муранка (Бакиев, Файзулин, 2002б), 2 – Шигонский р-н, окрестности с. Березовка (Бакиев, Файзулин, 2002б), 3 – Ставропольский р-н, окрестности с. Жигули (Бакиев, Файзулин, 2002б), 4 – Жигулевский заповедник (Баринов, 1982; Бакиев, Файзулин, 2002б; Бакиев и др., 2003а), 5 – г. Самара, Красноглинский р-н, окрестности пос. Управленческий (Горелов и др., 1992; Бакиев, Файзулин, 2002б), 6 – Волжский р-н, окрестности с. Подгоры (Бакиев, Файзулин, 2002б), 7 – Волжский р-н, окрестности с. Шелехметь (Баринов, 1982; Горелов и др., 1992; Бакиев, Файзулин, 2002б), 8 – Челно-Вершинский р-н, правый берег р. Большой Черемшан напротив с. Красная Багана (наши данные, 2009), 9 – Сергиевский р-н, лесной массив в окрестностях с. Стар. Якушкино [коллекция Зоомузея Поволжской государственной социально-гуманитарной академии (бывшего Самарского гос. пед. университета)], 10 – Борский р-н, Бузулукский бор, правобережная пойма р. Самара на границе с Оренбургской обл. (Бакиев, Файзулин, 2002б)



Рис. 16. Стация обыкновенной гадюки (Ставропольский р-н, окрестности с. Жигули)

места обитания обуславливается комплексом условий – степенью влажности биотопа, наличием укрытий (летних и особенно зимних), степенью инсоляции, кормностью местности, наличием факторов беспокойства. В антропогенном ландшафте змеи попадают в лесопарках и на границах лесов с сельхозугодьями. Обыкновенная гадюка – это мезотопный вид, тяготеющий в летние месяцы к увлажненным местам.

В монографии В.И. Гаранина (1983) гадюка обыкновенная характеризуется как вид змей Волжско-Камского края, отсутствующий в открытых биотопах, обычный в лесных и редкий в приводных. М.С. Гореловым и соавторами (1992) обследовано в Самарской области 7 типов биотопов: 1) растительность побережий водоемов; 2) луговые (пойменные и суходольные); 3) степные (ковыльно-типчаковые, каменистые); 4) лесные (лиственные и смешанные леса, пойменные дубравы); 5) искусственные насаждения (лесопарки, лесополосы, сады); 6) агроценозы и рудеральная растительность (посевы сельскохозяйственных культур, пары, межи вокруг полей, охранные зоны ЛЭП, окрестности населенных пунктов; 7) переходные участки (влажные и сухие опушки, поляны, просеки, гари). Названные биотопы отличаются друг от друга совокупностями растительных сообществ, особенностями мезо- и микрорельефа, уровнем влажности и инсоляции, что позволило объединить их в две большие группы: открытые (2, 3, 6) и закрытые (1, 4, 5, 7) биотопы. Некоторые биотопы (1, 5 и 7) в зависимости от разреженности древостоя и, в соответствии с этим, от преобладания древесного или травянистого компонента могут тяготеть либо к открытым, либо к закрытым биотопам. Установлено, что гадюки встречаются во всех типах биотопов, придерживаясь, однако, «пограничных» участков – поросших кустарником побережий рек и озер, влажных заболоченных низин, лугов и

выпасов, лесных (обычно влажных) опушек, полян, просек» (Горелов и др., 1992, с. 173). К сожалению, М.С. Горелов и соавторы (1992) при анализе биотопического распределения в ряде случаев за обыкновенную гадюку принимали другой вид гадюк – восточную степную, или гадюку Ренарда.

На Самарской Луке, по результатам учетов 1971–1979 гг. (Баринов, 1982), исходя из числа встреченных особей и средней дальности их обнаружения, отмечается плотность от 0,42 (берег Волги у сел Ширяево и Гаврилова Поляна) до 20,0 экз./га (Жигулевский заповедник, район пос. Гудронный) (табл. 16).

Таблица 16

Оценка численности обыкновенной гадюки на Самарской Луке на основании числа встреченных особей и средней дальности их обнаружения (по: Баринов, 1982)

Место проведения учета	Общая длина учетных маршрутов, км	Среднее число особей на 1 км маршрута	Средняя дальность обнаружения, м	Плотность населения особей, 1 га
с. Бахилова Поляна – утес Шелудяк (Жигулевский заповедник)	30,0	0,4	8	2,0
Холодный овраг	8,0	1,5	4	3,75
Б. Бахилова гора (остепненный склон)	14,0	2,0	6	3,33
район пос. Гудронный	19,0	6,0	3	20,0
район кордона Чурокайка	6,0	2,5	9	2,8
берег Волги (с. Ширяево, с. Гаврилова Поляна)	32,0	0,25	6	0,42
район с. Шелехметь (Змеиный затон)	21,0	3,4	4	8,5
кв. 40, 41, 53 Жигулевского заповедника	4,5	4,5	5	9,0

На трех участках Самарской Луки с высокой концентрацией обыкновенной гадюки численность вида оценивается «методом маркировки и вторичного отлова животных» в 1977–1979 гг. (Баринов, 1982) (табл. 17).

Таблица 17

Оценка численности обыкновенной гадюки на трех участках Самарской Луки методом мечения и повторного отлова (по: Баринов, 1982)

Место проведения учета	Общее число меченых особей	Общее число животных, пойманных вновь	Число меченых животных во вновь отловленной партии	Оценка общей численности животных
район пос. Гудронный	12	19	4	57
район Змеиногo затона	9	14	3	42
кв. 40, 41, 53 Жигулевского заповедника	24	18	3	144

М.С. Горелов и соавторы (1992) оценили общую численность обыкновенной гадюки для Самарской области в 80–100 тысяч экземпляров. В основу своих расчетов они положили результаты многолетних учетов: «Материалы собирались в течение 25 лет (с 1969 по 1993 гг.) в 12 городских и 46 областных топографических пунктах (поселениях, железнодорожных станциях, пристанях, лесничествах, озерах, лесных урочищах, хуторах и других объектах)» (с. 171–172). Применялись методы учета на маршрутах (в пределах однородных биотопов на 5-метровой трансекте, тянущейся 1–2 км), и на пробных площадях (чаще 1 га). В обоих вариантах учетов, по словам авторов статьи, «приемы стандартны: учетчик проходит ту же 5-метровую трансекту, протяженностью в 100 м, поворачивается и проходит ее в обратном направлении, и так – 20 раз. В результате, "прочесывается" вся площадь. Затем полученные данные экстраполируются на соседние однородные участки» (с. 172). Вместе с собственными данными исследователями использованы материалы, полученные 39 учетчиками, и литературные источники (Шапошников, 1978; Баринов, 1982; Гаранин, 1983; Горелов, Ланге, 1985; Горелов, 1990). Представленные М.С. Гореловым и соавторами (1992) данные (табл. 18) являются явно завышенными по отдельным районам. Возьмем в качестве примера Кинельский район, хотя арифметические действия сделаны для данного района неверно в сторону уменьшения ( $12+80+2+85+3+100=282$ , а не 182, как указывают Горелов и соавторы). Например, согласно данным, приведенным в статье М.С. Горелова и соавторов (1992), в Красносамарском лесничестве (Кинельский район) учеты проводились в 1974–80 гг., и для площади 15 га абсолютная численность обыкновенных гадюк оценена в 80 экземпляров. Дело в том, что обыкновенная гадюка на территории Красносамарского лесничества не обитает, а живущая здесь гадюка Ренарда, представленная в лесничестве особой подвидовой формой – гадюкой Башкирова, которую М.С. Горелов и соавторы в своей статье (1992) перепутали с обыкновенной гадюкой, столь высокой плотности в Красносамарском лесничестве не достигает. В с. Парфеновка Кинельского района также из гадюк встречается только ренардова гадюка и т.д.

Таблица 18 (начало)

Плотность популяции обыкновенной гадюки и количество учтенных змей  
(из: Горелов и др., 1992, с. 173–177)

Перечень обследованных пунктов	Годы обследования	Оценка численности (услов.)*	Число зарегистр. «очагов»	Площадь обслед. угодий в га	Оценка абс. числен. в экз.
I	II	III	IV	V	VI
<b>I. Районы г. Самары</b>					
<b>1. Красноглинский район</b>					
1. Горелый хутор	1969–93	Об.	2	100	540
2. Коптев овраг	1990–91	Рд.	–	10	3
3. Красноглинская гора, уроч.	1982	Ор.	–	3	1
4. Сорокины хутора	1980–82	Об.	–	10	50
5. Студеный овраг	1985–87, 1990	Об.	–	10	40
Итого:			2	133	634
<b>2. Куйбышевский район</b>					
1. Коровий о-в	1985	–	–	10	–
2. Самарское Учтье, уроч.	1982–85	Рд	–	10	3
3. Сухая Самарка, пос.	1986	Рд	–	10	2
Итого:			–	30	5

Таблица 18 (продолжение)

I	II	III	IV	V	VI
<b>3. Октябрьский район</b>					
1. Дачные просеки 5 и 6-я	1969–75, 1990	Рд	–	15	5
2. Пионерский лагерь «Ракета»	1976, 1980, 1985, 1990	Ор	–	10	1
3. Санаторий ПРИВО	1988–90	Рд	–	10	2
4. Солнечный м-район	1988–90	Ор	–	10	2
Итого:			–	45	10
Всего по городским районам			2	208	649
<b>II. Районы Самарской области</b>					
<b>4. Волжский</b>					
1. Гаврилова Поляна, пос.	1983, 1987–89	Об	2	50	300
2. Новинки, сел.	1980, 1985–91	Об	2	100	450
3. Подгоры, сел.	1974–76, 1988–90	Об	–	150	700
4. Просвет, пос.	1985–87	Рд	–	100	45
5. Рождествено, сел.	1971, 1977–78, 1985–92	Рд	–	50	20
6. Шелехметь, сел.	1976–80, 1985–90	Мн	4	150	3000
7. Яицкие оз.	1977–92	–	–	10	–
Итого:			8	510	4515
<b>5. Иса克林ский</b>					
1. Самсоновка, сел.	1985–90	Об	–	50	200
2. Старый Шунгут, сел.	1988	Об	–	25	100
Итого:			–	75	300
<b>6. Кинельский</b>					
1. Домашка, сел.	1980–84, 1992	Рд	–	25	12
2. Красносамарское л-во	1974–80	Об	–	15	80
3. Парфеновка, сел.	1975, 1982, 1985–93	Ор	–	25	2
4. Тургеневка, станция	1969–70, 1983	Об	–	15	85
5. Усть-Кинельский, пос.	1969–78, 1993	Ор	–	25	3
6. Чубовка, сел.	1980–82	Об	–	25	100
Итого:			0	130	182

Таблица 18 (продолжение)

I	II	III	IV	V	VI
<b>7. Клявлинский</b>					
1. Бор-Игар, сел.	1975, 1983	Об	–	25	130
2. Клявлино, сел.	1975, 1982–83	Об	1	50	300
3. Клявлино, станция	1975	Об	–	15	75
4. Медведка, хутор	1975	Рд	–	50	25
5. Новые Сосны, сел.	1975, 1983	Ор	–	15	3
6. Русское Добрино, сел.	1975	Ор	–	10	3
7. Старый Маклауш, сел.	1975, 1983	Об	2	30	200
Итого:			3	195	736
<b>8. Красноярский</b>					
1. Белозерки, сел.	1986, 1988	Ор	–	15	2
2. Береза, пос.	1989	Од	–	20	10
3. Большая Каменка, сел.	1978–80	Об	–	25	130
4. Водинка, станция	1978–79, 1984–88	Об	–	20	80
5. Волжский, пос.	1969, 1974–77, 1986–89	Об	–	150	600
6. Жареный Бугор, хутор	1976, 1982	Рд	–	25	10
7. Красный Яр, сел.	1976–82, 1990	Рд	–	25	10
8. Новосемейкино, пос.	1978–79, 1984–89	Мн	3	100	2600
9. Старая Бинарадка, сел.	1977	Об	–	100	50
10. Старый Буян, сел.	1977	Рд	–	25	10
11. Старосемейкино	1976–77, 1984–89	Мн	2	50	1070
12. Угловой, пос.	1977–83, 1986, 1993	Об	–	25	120
Итого:			5	490	4692
<b>9. Похвистневский</b>					
1. Подбельск, станция	1986	Об	–	15	60
2. Похвистнево, гор.	1986, 1988–91	Рд	–	10	3
3. Старый Аманак, сел.	1985–86	Об	–	25	100
4. Ятманкинское л-во	1988–89	Об	2	20	150
Итого:			2	70	323

Таблица 18 (окончание)

I	II	III	IV	V	VI
<b>10. Ставропольский</b>					
1. Бахилово, сел.	1974–75, 1987	Об	1	10	85
2. Большая Рязань, сел.	1975–76	Об	–	10	40
3. Курумоч, сел.	1969–72, 1976–79, 1986–87	Рд	–	15	5
4. Мастрюково, станция	1990–92	Рд	–	10	4
5. Моркваши, пос.	1977	Об	1	75	350
6. Прибрежный, пос.	1980, 1990–93	Ор	–	10	2
7. Солнечная Поляна, пос.	1978, 1998	Об	–	30	125
8. Сосновый Солонец, сел.	1978	Рд	–	15	5
Итого:			2	175	616
Всего по районам области:			20	1735	11354
В целом по области:			<b>22</b>	<b>1943</b>	<b>12003</b>

\*Обозначения: численность гадюк, равная нулю (–); менее 0,1 экз./га – очень редки (Ор); 0,1–0,5 экз./га – редки (Рд); около 4–5 экз./га – обычны (Об); свыше 20 экз./га, а в скоплениях даже до 60 экз./га – многочисленны (Мн).

В лесопарковой зоне Красноглинского района г. Самара у Горелого Хутора, где обитает обыкновенная гадюка, обследовались лесные мелколиственные ассоциации, заместившие коренные широколиственные леса; исследования показали, что на вновь образующихся вырубках по окраинам леса размещаются участки с максимальной плотностью вида (Павлов и др., 1995). По данным Д.В. Магдеева за 15 лет (Магдеев, Бакиев, 1995), скопление гадюк здесь, рядом с местом зимовки, на площади менее 5 га, весной превышает 2 тыс. особей. Чуть раньше этот же исследователь вместе с соавторами (Горелов и др., 1992) оценивал абсолютную численность на Горелом хуторе по результатам учетов 1969–1993 гг. на 100 га в 540 экземпляров, но в этой работе уточнялось, что при оценке численности использованы «нижние пределы плотности». По нашим данным (1993–2004 гг.), плотность в окрестностях Горелого Хутора достигает 40–50 экз./га, если учет вести на трансектах шириной 5 м вдоль окраины лесного массива с южной и юго-западной экспозицией. В переводе на данные маршрутного учета, это составит 20–25 экз./км. Максимальная локальная плотность отмечена нами здесь на площадке 200×10 м (0,2 га), где в мае 2001 г. учтено 25 половозрелых гадюк, что в пересчете на один гектар составляет 125 особей. 9 мая 2001 г. мы отловили в границах названной площадки 17 особей, пометили их и выпустили. На следующий день, 10 мая, нам удалось на этой же площадке отловить еще 8 обыкновенных гадюк, причем ни одной помеченной гадюки среди них не было.

На численности обыкновенной гадюки сильно сказываются холодные и малоснежные зимы. Так, после зим 1980 и 1982 г. численность вида в Самарской области резко упала, поскольку с зимовок вышло не более 40% поголовья змей (Горелов и др., 1992).

По литературным данным, относящимся к разным точкам ареала (Верещагин, Громов, 1947; Белова, 1973; Банников и др., 1977; Соколов, 1981; Коросов, 2000; Дробенков, 2001), протяженность сезонных перемещений варьирует от 30–100 м до 2–7 км, при весенних и осенних миграциях с зимовок и обратно змеи иногда преодолевают водные преграды. В окрестностях нежилого пос. Федоровка Инсарского района Мордовии 30 мая 2006 г. мы

наблюдали переплывание ручья двумя гадюками. В коллекции ИЭВБ РАН хранится самец обыкновенной гадюки, отловленный на левом берегу Суры (Ульяновская область, Карсунский район, окрестности с. Татарская Гольшевка) 9 июня 2001 г.: данный экземпляр был замечен плывущим в реке и пойман В.А. Кривошеевым (личное сообщение). В.А. Ушаков и В.И. Гаранин (1980) сообщают, что встречали гадюк, переплывающих Волгу и Белую, причем весной они плавают даже при низкой температуре воды (7–10°C). В итоге специально поставленного опыта (Гаранин, Ушаков, 1969) выяснилось, что гадюка оставалась живой при пребывании под водой (при температуре 7°) последовательно 1, 2, 4, 8, 10 и 12 часов и только вынутая из воды через 22 часа оказалась мертвой. Такой высокой устойчивостью обыкновенной гадюки к низкой температуре эти авторы объясняют тот факт, что в 1957 г. значительная часть гадюк с затопленных грив на лугах в пойме устьевого участка Камы смогла спастись, добравшись до надлуговой террасы – берега образовавшегося Куйбышевского водохранилища. В 1957 и 1958 г., когда у берегов водохранилища существовали наносы из растительного мусора, на плотных наносах нередко попадались гадюки (Ушаков, Гаранин, 1980). Согласно материалам, собранным в Дарвинском заповеднике, перемещения гадюк за лето не превышают 70–75 м, причем наиболее часто встречающиеся перемещения самцов составляют 20–30 м, самок – до 10 м; это позволяет предположить, что индивидуальные участки летом сравнительно невелики, в большинстве случаев 500–800 м<sup>2</sup> (Белова, 1973). В Среднем Поволжье, как правило, в летнее время гадюки не меняют выбранного ими места, однако в жаркую погоду змеи могут мигрировать на расстояние до 200–300 м, перемещаясь на более прохладные и влажные участки (Павлов и др., 2004а).

См. также раздел «Сезонная и суточная активность».

**Сезонная и суточная активность.** По данным из монографии В.И. Гаранина (1983), средний годовой период активности вида в Волжско-Камском крае составляет 137 дней. В.Г. Баринин (1982) сообщает, что обыкновенная гадюка на Самарской Луке появляется весной в апреле – начале мая. Самая ранняя для Самарской области встреча – 31 марта – отмечена нами в 2007 г. в Ставропольском районе, в окрестностях с. Жигули, а самая поздняя достоверная находка – 17 октября – была зарегистрирована в 1981 г., также в Ставропольском районе, в Жигулевском заповеднике (Песков и др., 2003б). О том, что обыкновенные гадюки в Самарской области были активными в 1980 г. до середины октября, сообщают М.С. Горелов и соавторы (1992).

Весной первыми из зимних убежищ появляются на поверхности самцы, когда еще лежит снег (рис. 17); спустя несколько дней начинают выходить самки и еще позже – молодые особи. В целом у обыкновенной гадюки сроки выхода и ухода на зимовку соответствуют переходу средних значений температур через диапазон от 0°C (Дробенков, 2001) до +5°C (Божанский, 1985, 1986). В.Н. Куранова и В.К. Зинченко (1989) полагают, что фактором, стимулирующим выход змей весной, является высокая температура приземного воздуха или ее резкое повышение, на 2–2,5°C за 30 минут; самцы, появляющиеся первыми, выползают уже при +2°C у нор, самки – при +4°C и выше.

Встречаемость разноразмерных змей в Самарской области в зависимости от сезона года подвержена значительному варьированию. М.С. Горелов и соавторы (1992), условно разделив обыкновенных гадюк по возрасту соответственно их размерам (однолетки с длиной тела 16–20 см, двухлетки 21–25 см, трехлетки 26–30 см, четырехлетки 31–39 см, взрослые животные – 40 см и более), приводят цифровые данные о встречаемости молодых животных осенью и весной (табл. 19).

Степень активности в разное время суток зависит от погодных условий. Летом при ясной жаркой погоде активность приходится на утренние и вечерние часы суток, при облачной погоде гадюки встречаются на поверхности и в дневное время, при переменной облачности могут отмечаться несколько пиков суточной активности, а в прохладную и дождливую погоду змеи почти не появляются из убежищ. О ночной встрече гадюки 14 июня 1916 г. в Самаре сообщает Н. Щербиновский (1919): «<...> в одиннадцатом часу вечера, при

свете полной луны, я пришел домой пешком через 4-ю просеку, мимо общественного парка в наш лагерь, зарубив по дороге шашкой крупную гадюку» (с. 66).



Рис. 17. Самец обыкновенной гадюки, обнаруженный на снегу (31 марта 2007 г., Ставропольский р-н, окрестности с. Жигули)

Таблица 19

Процентное соотношение групп возрастов молодых животных в зависимости от сезона года (из: Горелов и др., 1992, с. 179)

Возраст	Осень	Весна
однолетки	22,0	14,0
двухлетки	6–8	6,0
трехлетки	6,0	3,5
четырёхлетки	4,0	3,5

Освещенность определяет время утреннего выхода змей из подземных убежищ и вечернего ухода в них. Солнечная радиация, температура воздуха и субстрата обеспечивают поддержание оптимальной температуры тела, а при высоких значениях они выступают в роли негативных агентов среды, изгоняющих змей с открытых мест в укрытия (Хилков, 1998).

**Термобиологические исследования.** Имеются сведения, что точка замерзания у *V. berus* лежит между  $-3,8$  и  $-2,1^{\circ}\text{C}$  (Andersson, Johansson, 1994; Andersson, 1995). Обыкновенные гадюки могут благополучно переживать в течение 16 часов понижение температуры до  $-1,5^{\circ}\text{C}$ , а при охлаждении до  $-5^{\circ}\text{C}$  в первую очередь погибают мелкие особи

(Павлов и др., 2004а). В Польше смертность половозрелых особей во время зимовок достигает 15%, молоди – 30–40% (Juszczak, 1974), в Финляндии – соответственно 33–35 и 54% (Voženilek, 2000). N. Rainer (1987) отмечает 80%-ную выживаемость взрослых змей в Швейцарских Альпах в течение трех лет.

Т.Н. Хилков (1998) пишет, что у обыкновенной гадюки наблюдается 3 типа терморегуляторного поведения: стремление в освещенную зону, стремление в более теплую зону и избегание зоны перегрева.

Предпочитаемые температуры снижаются как по мере переваривания пищи, так и на протяжении первого года жизни. Пример по данным Хилкова: у гадюк из Ивановской области в возрасте 7 месяцев средние значения предпочитаемых температур субстрата после кормления змей составляли: в первый день –  $34,8 \pm 0,5^\circ\text{C}$ , во второй –  $33,1 \pm 0,4$ , в третий –  $32,1 \pm 0,5$ , в четвертый –  $29,3 \pm 0,4$ , в пятый –  $29,0 \pm 0,2$ , в шестой –  $28,9 \pm 0,5$ , в седьмой –  $26,6 \pm 0,4$ . Спустя 4 месяца у этих змей отмечались следующие предпочитаемые температуры: в первый день –  $28,8 \pm 0,5^\circ\text{C}$ , в последующие –  $27,8 \pm 0,4$ ,  $27,1 \pm 0,6$ ,  $25,1 \pm 0,3$ ,  $24,3 \pm 0,4$ ,  $23,5 \pm 0,4$  и  $20,0 \pm 0,2^\circ\text{C}$ .

Результаты опытов показали многократное увеличение потребления кислорода с ростом температуры от 6 до  $35^\circ\text{C}$ . Однако, если у гадюк массой 20 г потребление кислорода возрастает в этом температурном диапазоне от  $0,01 \pm 0,006$  до  $0,60 \pm 0,007$  мл/г в час, то у особей массой 145 г оно увеличивается менее значительно – от  $0,01 \pm 0,009$  до  $0,10 \pm 0,005$  мл/г в час. Поскольку у мелких животных отношение поверхности тела к объему больше, уровень теплоотдачи у них по сравнению с крупными особями выше, и они характеризуются более высокой интенсивностью метаболизма на единицу массы. Изменение интенсивности обмена в диапазоне  $6\text{--}35^\circ\text{C}$  наблюдалось после воздействия постоянных температур в течение 2 недель: у гадюк, содержащихся при  $15^\circ\text{C}$ , уровень обмена выше, чем у адаптированных к высоким температурам ( $18^\circ$ ), и ниже, чем у адаптированных к низким ( $10^\circ$ ) (Хилков, 1998).

А.В. Коросов (2000) для описания терморегуляционного поведения обыкновенной гадюки предлагает имитационную модель с двумя базовыми параметрами. Два базовых параметра – это максимальная добровольная температура тела и температурная чувствительность. Максимальную добровольную температуру названный автор связывает с температурой, соответствующей окончанию прямого баскинга. Под температурной чувствительностью Коросовым понимается способность животного распознавать повышение температуры окружающих предметов и осуществлять терморегуляторное поведение.

Не приводя конкретные формулы из работы Коросова (2000), остановлюсь на идеях и цифрах, положенных в основу этих формул и модели в целом.

Коросов считает излучение главным источником теплопотерь во время остывания, поскольку, он пишет, для баскинга гадюки выбирают субстрат «с исключительными термоизоляционными свойствами» (с. 33) (например: сухой мох, сухие стебли травы, доски, бревна), а от ветра прячутся. Опыты с обездвиженной гадюкой (которая не может снизить теплопотери с помощью поведения) позволили описать «вынужденное» остывание животного степенной формулой. Отмечается, что разность между температурой покровов и ректальной доходит до  $2^\circ$ . В природных условиях гадюки снижают теплопотери изменением позы. Сплюснутое вытянутое тело позволяет быстро нагреваться. Свободная поза и круглое тело характерны для нагретой гадюки и достаточно высокой температуры. Позы «кольцо», «спираль», «клубок» и «узел», последовательно сменяющие друг друга, наблюдаются при попадании гадюки в тень от туч. Температура кожи снаружи может быть на  $4^\circ$  ниже, чем внутри «узла». Остывающая гадюка все плотнее стягивает кольца своего тела, после чего уходит на освещенный и нагретый участок, находящийся в поле ее теплового зрения, либо в убежище (Коросов, 2000). По личному сообщению А.В. Коросова, портретные модели, описывающие динамику температуры змеи при таком поведении, были адекватными ( $P < 0,01$ ) и имели значения коэффициента детерминации  $0,93\text{--}0,96$ .

Как пишет Коросов (2000), сигналом для смены позы служит превышение разности между температурой покровов и внутренних слоев тела гадюки порогового значения в  $1,4^\circ$ . Важно отметить, что этот модельный порог ( $1,4^\circ$ ) практически равен реальной средней

разнице между наружной и внутренней температурами у гадюк в природе ( $1,6^{\circ}$ ). Чем ниже тепловой фон, тем выше скорость остывания. Обобщенная модель остывания гадюки при любой тепловой обстановке включает в себя и остывание за счет излучения тепла с поверхности кожи, и нагревание за счет излучения от окружающих предметов. Корреляция ( $r=0,64$ ) между реальными температурами тела к концу остывания и температурами, предсказанными по обобщенной модели, статистически достоверна ( $P<0,05$ ).

Осуществляя терморегуляционное поведение, гадюка пользуется «тепловым зрением», термолокацией. Использование терморепторов кожи Коросов (2006) называет вторым (сигнальным) контуром обратной связи, работа которого уточняет работу первого контура – контроля за температурой тела (внутренние терморепторы). Со старого места змею изгоняет высокая (низкая) температура тела (первый контур), а остановиться в новом укрытии побуждает подходящая температура покровов. По наблюдениям Коросова, при температуре тела  $22-25^{\circ}\text{C}$  на расстоянии  $20-30$  см гадюка точно чувствует поверхность, нагретую до  $24-30^{\circ}\text{C}$ . Гадюки реагируют на близкие ( $20-40$  см) предметы, которые теплее покровов тела на  $3-6^{\circ}$ , и Коросов берет для модели  $6^{\circ}$  в качестве критерия выхода гадюки из убежища. За 1 минуту обездвиженная гадюка нагревается на солнце в среднем на  $0,92^{\circ}$ . Расчеты показывают, что солнечная радиация может обеспечить нагревание только на  $0,5^{\circ}$ , остальное излучение поступает от нагретых предметов, окружающих гадюку, с общей площадью около  $60\text{ см}^2$ . Во время «свободного» нагревания температура наружных покровов тела превышает температуру внутренних слоев в среднем на  $1,5^{\circ}$ .

Говоря о способностях к нагреванию, имеет смысл количественно описывать только наиболее интенсивные процессы. Неплохое общее описание нагревания дает степенная регрессия (Коросов, 2006).

При угрозе перегрева (превышение максимальной добровольной температуры тела) гадюка переходит в укрытия: с открытых мест в полутень и тень, а затем – в подземные убежища. В разных укрытиях температура тела гадюки превышает температуру субстрата на  $9-12^{\circ}$ , что позволяет Коросову предложить приблизительную формулу, согласно которой температура тела равна температуре субстрата или легкого укрытия плюс  $10^{\circ}$  (в подземных укрытиях температура тела равна окружающей) (Коросов, 2000).

По данным А.В. Коросова (2001), гадюками используются в разных обстоятельствах 4–5 типов укрытий: открытая поверхность (1), слабая тень в сухой траве (2), густая тень в живой траве, кустарнике (3), ночное убежище у поверхности почвы (4) и в глубине почвы (5).

При имитации терморегуляторного поведения обыкновенной гадюки Коросов (2000) считает, что в ясный день гадюка выйдет на поверхность почвы, когда температура открытого субстрата будет на  $6^{\circ}$  выше, чем температура в ночном укрытии; переходить в более теплое укрытие она будет, если поток тепла в нем выше, чем в старом укрытии, а скрываться в более прохладных участках – когда температура тела начнет превышать значение максимальной добровольной температуры. Модельная динамика не только совпадает с описанным в литературе (Saint-Girons, 1975) суточным ходом температуры тела гадюк, но и объясняет его. Утренний подъем обусловлен выходом змей из ночных укрытий. Следующее за утренним пиком падение температуры обусловлено переходом животных с открытой поверхности в «легкие» укрытия. Вечерний пик и последующее снижение температуры связаны с выходом из «легких» укрытий под прямые лучи «остывающего» солнца. Провал между утренним и вечерними пиками обусловлен тем, что в убежище температура ниже максимальной добровольной температуры. Иными словами, модель Коросова показала, что суточная динамика температуры тела змей связана со сменой укрытий, причем далеко не самых оптимальных с точки зрения теплообеспечения.

Коросовым подчеркивается, что гадюки разного возраста и состояния, испытывая разнообразные температурные воздействия, имеют широко варьирующие «преферентные» температуры. Поэтому поиск единственного значения предпочитаемой температуры лишен

смысла. Усреднение полевых температур создает ложную предпочитаемую температуру (Коросов, 2000).

По мнению А.Н. Пескова (2003а), обыкновенная и степная гадюки незначительно различаются по отношению к температуре. Согласно его данным (из Чувашии, Самарской и Ульяновской областей), обыкновенные гадюки отмечены на субстрате температурой с 10,1–31,5°C, при этом температура их тела (в пищеводе) находилась в диапазоне 24,7–34,5°C. Из наших данных можно указать только единственный пример, который не вписывается в последние лимиты: 5 апреля 2007 г. в 15 час. 40 мин. на Самарской Луке, в окрестностях с. Жигули Ставропольского района Самарской области, на субстрате с температурой 15,9°C был пойман самец ( $L.=470$  мм,  $L. cd.=83$  мм), имевший температуру в пищеводе 21,7°C (Бакиев и др., 2008б).

Приведем некоторые цифровые данные (табл. 20), представленные в очерке термобиологии обыкновенной гадюки из работы Н.А. Литвинова (2004). Они получены на материале, собранном в Камском Предуралье (Пермский край) и в Среднем Поволжье (Самарская и Ульяновская области) за период с 1999 по 2003 гг. Температура в различных участках тела измерена у 126 экз. обыкновенных гадюк светлой морфы и 35 экз. черной.

Литвиновым не выявлены статистически достоверные различия между самками и самцами (на примере светлой морфы). Он считает, что бытующее мнение о более высокой температуре тела самок, особенно беременных, основывается или на использовании данных слишком малой выборки, или на несовершенстве измерения. По его данным, наоборот, самцы отмечены на несколько более теплом субстрате, чем самки; приземный воздух в местах обнаружения самцов также в среднем несколько теплее, и по сравнению с самками у них выше температура тела в пищеводе. Однако во всех названных случаях  $P>0,05$ .

При сравнении светлой и черной морф из Предуралья Литвинов пишет: «Похоже, что по всем параметрам светлая морфа более термофильна, чем черная. Тем не менее, обратив внимание на разницу в средних температурах тела и субстрата у черной и на ту же разницу у светлой морф, мы видим, что у первой она больше (5,4°C), чем у второй (3,3°C). Иначе говоря, находясь на более прохладном субстрате, черные гадюки оказываются относительно более теплыми, чем светлоокрашенные. Возможно, что и темная окраска этому причина» (с. 137).

При анализе температур активного состояния, приведенных в табл. 20, можно отметить одну особенность – относительно низкую температуру пилеуса. Его температура значительно ниже, чем у других частей тела, что, не исключено, объясняется каким-то физиологическим механизмом, обеспечивающим дополнительное охлаждения головного отдела.

Скорость нагревания у черной морфы обыкновенной гадюки также несколько выше, чем у светлой. По данным Литвинова (2007), в эксперименте при одинаковых условиях нагревания черной и светлой особей скорость повышения температуры в клоаке для первой составила 0,21°C/мин., а для второй – 0,25°C/мин.: за 64 мин. температура повысилась от 21,4°C до 37,5°C и 34,6°C соответственно. Иными словами, черная морфа по сравнению со светлоокрашенной получает определенные преимущества в скорости нагревания. При этом значительной разницы в скорости охлаждения не наблюдалось.

Еще одним показателем, демонстрирующим большую приспособленность черной морфы по сравнению со светлой морфой к относительно низким температурам, является индекс термоадаптации, который представляет собой отношение температуры тела животного к полусумме внешних температур (Литвинов и др., 2006; Четанов, 2007). Его относительно высокое значение говорит об «умении» животного быть теплее в относительно прохладных условиях, а значение близкое или меньшее единицы – об «умении» быть холоднее в условиях высокой температуры. «Индекс термоадаптации у черных гадюк очень велик –  $1,46\pm 0,08$ , у светлых он гораздо меньше –  $1,32\pm 0,02$ . Иначе говоря, черные змеи способны поднимать температуру своего тела и выше, и быстрее при невысоких внешних температурах, чем это делают светлые» (Литвинов и др., 2006. с. 39).

Температуры активного состояния обыкновенной гадюки (из: Литвинов, 2004)

Основные температурные параметры		Обыкновенная гадюка, светлая морфа, Предуралье	Обыкновенная гадюка, черная морфа, Предуралье	Обыкновенная гадюка, черная морфа, Среднее Поволжье
Средняя температура	субстрат	24,6±0,62	20,1±0,94	22,7±0,63
	воздух	21,2±0,68	19,8±1,49	22,5±0,67
	тело	27,9±0,39	25,5±0,82	28,9±0,45
	клоака	25,2±0,45	22,4±0,94	26,2±1,02
	спина	23,7±0,44	22,3±0,80	23,6±0,86
	живот	23,3±0,42	22,1±0,81	23,3±0,89
	пилеус	21,2±0,51	23,5±0,83	24,0±0,61
	горло	22,6±0,47	24,7±0,87	24,4±0,59
Добровольный минимум	субстрат	3,7	6,6	15,1
	воздух	5,6	12,1	14,1
	тело	6,2	12,7	21,9
	клоака	5,8	8,4	14,3
	спина	5,2	11,6	15,5
	живот	5,4	12,2	15,1
	пилеус	–	–	15,7
	горло	–	–	17,2
Добровольный максимум	субстрат	39,9	28,7	31,4
	воздух	32,3	28,0	27,6
	тело	35,4	32,4	34,0
	клоака	28,9	31,0	33,2
	спина	31,9	31,2	30,2
	живот	31,7	30,4	32,3
	пилеус	28,6	27,5	26,8
	горло	28,7	28,7	29,2
Диапазон оптимальных температур	субстрат	22,0–30,5	21,0–28,0	21,0–29,0
	воздух	17,0–24,0	18,5–27,0	20,0–26,0
	тело	28,0–30,0	27,0–29,0	26,0–31,0
Корреляционное отношение ( $\eta$ ) температур	тела и субстрата	0,86±0,02 $P<0,001$	0,72±0,08 $P<0,001$	0,62±0,09 $P<0,001$
	тела и приземного воздуха	0,31±0,14 $P<0,05$	0,70±0,10 $P<0,001$	0,71±0,11 $P<0,001$
Абсолютный оптимум		29,7	28,8	30,8

См. также разделы «Стации и обилие», «Сезонная и суточная активность», «Размножение», «Питание».

**Размножение.** Половое созревание, что свойственно многим видам гадюк, зависит в большей мере от размеров тела, чем от хронологического возраста (Madsen, Shine, 1994). По литературным данным (Чан Кьен, 1967; Банников и др., 1977) самцы обыкновенной гадюки становятся половозрелыми в четырехлетнем возрасте при общей длине тела около 45 см, самки – в пятилетнем при длине 54–55 см. Полученные в Волжско-Камском крае данные позволяют утверждать, что самцы и самки могут приступать к размножению при меньших размерах. В.И. Гараниным (1983) сообщалось: самцы, принимающие участие в размножении, имеют длину тела 280 мм и более, самки – 477 мм и более. Пойманная нами в Красноглинском районе Самары в июле 2001 г. самка с 11 эмбрионами имела длину туловища ( $L.$ ) 347 мм при общей длине ( $L.+L. cd.$ ) 418 мм.

Соотношение полов в естественных популяциях обыкновенной гадюки приближается к отношению 1:1 (Божанский, 1986; Щербак, Щербань, 1980). Весной перевес встреч среди взрослых змей приходится на долю самцов, что связывается с их большей активностью в брачный период. Летом чаще попадаются самки.

После выхода из зимних убежищ начинается период прогревания (1–4 недели), в это время у самцов проходит процесс спермиогенеза; затем следует период спаривания. Отмечена связь между весенней линькой и полным созреванием сперматозоидов (Nilson, 1980; Nilson et al., 1999). Известно, что сбрасывание покровов совпадает с кратковременным прекращением выработки в организме гадюки тиреотропного гормона, что обеспечивает взрывное созревание половых продуктов самца и стимулирует начало брачного поведения. Однако в Среднем Поволжье не раз наблюдали спаривающихся самцов с признаками приближающейся линьки, а в некоторых популяциях часть самцов линяла уже по окончании «змеиных свадеб» (Павлов и др., 2004а).

Сроки спаривания зависят, главным образом, от биотопа и климатических условий. Спаривание гадюк в Дарвинском заповеднике происходит с середины мая до начала июня, что установлено путем исследования сперматогенеза. Зимой и с марта по апрель включительно зрелые сперматозоиды отсутствуют и появляются в мае. В конце мая сперматогенез заканчивается (Чан Кьен, 1967). А.Т. Божанский (1985) сообщает, что для обыкновенной гадюки начало спаривания в Дарвинском заповеднике совпадает по срокам с переходом средних температур через отметку +10°. В Пермской области спаривающиеся гадюки отмечены 12–15 мая 1982 г. (Юшков, Воронов, 1984), в Башкирии – 10 мая 1989 г. (Яковлева, 1998). В Самарской области спаривание у обыкновенной гадюки отмечалось нами не позже начала мая (09.05.1999, Волжский район). При этом продолжительность периода спаривания обыкновенных гадюк в одном биотопе в один год, по нашим наблюдениям, не превышает 5–12 дней. В Чехии брачный период у обыкновенной гадюки длится 10–14 дней, но при неблагоприятных для спаривания условиях – значительно дольше (Voženílek, 2001). Мелкие самцы редко выходят победителями в брачных турнирах. Размеры, а не возраст самца – главное условие его репродуктивного успеха, крупные самцы чаще мелких участвуют в спаривании (Madsen, 1993; Luiselli, 1995). В послебрачный период у самцов проходит сперматоцитогенез.

Для вида установлено методом ДНК-фингерпринта явление множественного отцовства, при котором потомство одной самки может включать новорожденных от разных самцов (Malmström et al., 1995). При проведении экспериментов по скрещиванию обыкновенных гадюк в неволе показано, что у смешанного выводка может быть до 4 отцов, и преимущество имеют самцы, спаривающиеся первыми (Höggren, 1995; Höggren, Tegelström, 1997).

Гистологическое изучение части яйцевода (Чан Кьен, 1967), где развиваются яйца, позволило найти связь между ее стенкой и эмбрионами. Питание эмбрионов осуществляется не только за счет желтка, но и через кровеносную систему самки (ложноплацентарное живорождение).

По данным В.Г. Барина (1982), на Самарской Луке самки рожают по 7–19 детенышей. Количество эмбрионов у вскрытых самок обыкновенной гадюки, отловленных в бассейне Средней Волги, варьирует от 4 до 23, причем статистически достоверной корреляции между их числом и размерами самки не выявлено, а наибольшее количество эмбрионов отмечено у самок средних размеров (Песков, 2003а; Павлов и др., 2004а). Согласно же другим литературным сведениям, относящимся к бассейну Верхней Волги, плодовитость самки коррелирует с ее размерами, проявляя сильную положительную связь (Чан Кьен, 1967; Лазарева, 2003). В яйцеводах у некоторых оплодотворенных самок вместе с нормально развивающимися яйцами могут находиться жировые яйца. Так, в Ивановской области жировые яйца отмечены у 30% размножающихся гадюк, не более одного яйца на особь, в целом доля жировых яиц равна 2,4% (Лазарева, 2003).

Соотношение полов на эмбриональной стадии близко 1:1 у обыкновенных гадюк из европейской части России (Чан Кьен, 1967; Божанский, 1986; Лазарева, 2003). По сведениям из Томской области, среди нерожденных змей самцов в 2,5 раза больше, чем самок (Куранова, Колбинцев, 1981). Для Восточной Германии известно, что в потомстве у одной гадюки самок на 1–2 экз. всегда больше (Biella, 1980), для Северной Чехии – наоборот, меньше в 1,75 раза, для Чехии в целом – самок примерно в 2 раза меньше, чем самцов (Voženílek, 2001).

В.Г. Баринов (1982) пишет, что на Самарской Луке самки рожают детенышей с конца июля до начала сентября. Рождение молодых, согласно нашим данным, полученным при содержании в неволе беременных самок, отловленных в городской черте Самары, может происходить у обыкновенной гадюки с 17 июля (2002 г.) по 24 августа (2007 г.). В Саратовской области появление 7–18 гадючат с длиной туловища 165,0–185,0 мм и хвоста 20,3–29,2 мм отмечается в первой половине августа – первой половине сентября (Tabatschischina и. а., 2002; Shlyakhtin et al., 2003; Табачишин и др., 2006). Учитывая отмеченные выше сроки спаривания, а также отсутствие установленных фактов хранения спермы от прошлогоднего брачного сезона у самок обыкновенной гадюки (Höggren, Tegelström, 1996), можно предположить, что у южной границы ареала в Волжском бассейне беременность длится 2,5–3 месяца. В Камском Предуралье сроки появления молодых приходится на конец июля – начало сентября (Юшков, Воронов, 1994; Литвинов, Ганщук, 1999б), и беременность, видимо, более продолжительная, до 3–3,5 месяцев. Если учесть, что оплодотворение осуществляется не во время спаривания, а через несколько недель после прекращения репродуктивной активности (Höggren, Tegelström, 1996), то действительные сроки беременности будут несколько короче. По сведениям из Тульской области (Рябов и др., 2002), при раннем наступлении холодной погоды или из-за индивидуальных проблем некоторые самки могут уйти в зимовку с неродившимися детенышами внутри, что обычно заканчивается гибелью таких самок. В Карелии, как сообщают А.В. Коросов и Э.В. Ивантер (2003), в этом случае благополучно с эмбрионами перезимовывают только крупные самки.

Согласно имеющимся данным из Волжско-Камского края, длина туловища ( $L$ ) новорожденных гадючат может достигать 207 мм (Павлов и др., 2004а). В.Г. Баринов сообщает, что на Самарской Луке длина молодых при рождении равна 110–170 мм. В серпентарии Института экологии Волжского бассейна РАН самка ( $L=575$  мм,  $L. cd.=80$  мм), пойманная в начале августа 2007 г. в Красноглинском районе г. Самара, родила 18 августа 20 живых детенышей ( $L.=159–174$  мм,  $L. cd.=19–30$  мм, масса 5,0–6,7 г).

В Дарвинском заповеднике молодые появляются на свет при общей длине тела в  $163,8\pm 1,1$  мм, достигая перед уходом на зимовку  $186,4\pm 4,2$  мм; размеры новорожденных отрицательно коррелируют с размерами матерей – чем крупнее самки, тем мельче родившиеся гадючата ( $r=-0,88$ ,  $P<0,05$ ) (Чан Кьен, 1967). Имеются материалы, полученные за пределами Волжского бассейна – в восточных итальянских Альпах, об отсутствии влияния размеров матери на линейные размеры потомства (Capula et al., 1992).

Еще в середине прошлого века С.А. Чернов (1953б) писал про репродуктивный цикл обыкновенной гадюки: «Возможно, не все гадюки размножаются ежегодно и существует предположение, что по крайней мере некоторые из них производят на свет потомство через год» (с. 211). По сообщению А.В. Коросова и Э.В. Ивантера (2003) в северных районах Карелии, где средняя продолжительность теплого периода недостаточна для репродуктивного цикла вида, изредка (раз в 5–7 лет) случаются годы с теплой погодой, которая делает возможным успешное размножение (нормальное развитие эмбрионов и своевременное их рождение). В Чехии самки спариваются во время брачного периода не ежегодно, как самцы, а через год, что объясняется довольно коротким сезоном активности, при котором родившие особи, истощившись при беременности, не успевают набрать достаточную массу к концу сезона (Voženílek, 2001). В северной части ареала и в высокогорьях обыкновенная гадюка имеет 2–3-летний цикл размножения (Чан Кьен, 1967; Банников и др., 1977; Божанский, 1986; Куранова, Зинченко, 1985). Двухлетний

репродуктивный цикл у некоторых экземпляров может иметь место и в Среднем Поволжье: из 11 крупных самок, отловленных на Самарской Луке после брачного периода, лишь 7 принесли потомство в террариуме.

П.А. Дрягин (1926) пишет о размножении гадюки в Вятском крае: «Весьма многие, совершенно из разных мест лица рассказывали, и обычно с большим удивлением о виденных ими случаях размножения гадюк. Общая картина этих рассказов такова: пошли по ягоды за голубикой, черникой, увидели всползающую невысоко на куст, дерево на поларшина (или немного ниже) от земли гадюку. Двигает хвостом как маятником и выпускает вниз на землю змеенышей. Основываясь на этом, можно предположительно сказать, что размножение гадюки в начале августа (тогда сбор этих ягод)» (с. 120). В работе о пресмыкающихся Татарии В.А. Попов (1949), сообщая, что в августе самка откладывает яйца, из которых почти немедленно вылезают маленькие гадючата, добавляет: «Есть предположение, что перед родами самка забирается на дерево, и при падении яйца с дерева лопаются его оболочка, освобождая молодого, который стремится быстрее уползти в какое-нибудь укрытие» (с. 146). Сходное поверье распространено среди жителей Чамзинского района Мордовии (М. К. Рыжов, личное сообщение). Подобная информация нашла отражение в поговорке: «Уж яйца несет, а гадюка на березу лезет щениться» (Пузанов и др., 2005, с. 103).

**Линька.** После выхода из зимовки первыми линяют взрослые самцы. Так, в 2005 г. из пойманных 24 апреля в г. Самара десяти половозрелых самцов и двух самок только один самец имел мутные глаза – признак приближающейся линьки. Однако до 30 апреля у всех остальных самцов также отмечено помутнение глаз. К 6 мая все самцы перелиняли. Самки в это время еще не прошли стадию мутных глаз перед линькой.

Самая ранняя из известных нам для весны находка обыкновенной гадюки с признаками приближающейся линьки (помутнение брюшных и подхвостовых щитков) сделана 5 апреля 2007 г. около с. Жигули Ставропольского района Самарской области. Добытый экземпляр оказался половозрелым самцом ( $L.=470$  мм,  $L. cd.=83$  мм).

В природе и условиях неволи для обыкновенной гадюки выявлены последовательные стадии линьки: а) помутнение брюшных и подхвостовых щитков, б) помутнение глаз, в) прояснение брюшных и подхвостовых щитков, г) прояснение глаз, д) собственно линька – сбрасывание старого рогового покрова (Лада, 1981). В.Л. Десятков (1977) ошибочно написал, что прояснение глаз у змей всегда происходит раньше прояснения брюшных щитков. Весь цикл – с появления первых признаков до сбрасывания эпидермиса – занимает у здоровых гадюк от 6 до 15 суток (Павлов, 1998; Шляхтин и др., 2005б). Нормальная линька проходит «чулком», только больные особи линяют клочьями. Обыкновенные гадюки с признаками приближающейся линьки отмечались нами в Самарской области на протяжении всего сезона активности, с апреля по сентябрь.

Наши наблюдения за гадюками, родившимися в условиях неволи от самок из Самарской области, показывают, что первая линька происходит в течение первых суток, реже на вторые или третьи сутки после рождения. По литературным данным (Чан Кьен, 1967), у особей с маленьким желточным пузырем и у более крупных особей линька наступает раньше, достоверность чего показана биометрически. По наблюдениям за гадюками из Волжско-Камского края (Павлов и др., 2004а), перелинявшие молодые в возрасте 3–29 дней начинают питаться, при интенсивном кормлении быстро растут и линяют в первый год жизни с периодичностью 12–28 дней. Линьки половозрелых гадюк проходят не менее 3 раз за сезон, в условиях террариума через 30–51 день. При выращивании интенсивными методами у наиболее прожорливых и быстро растущих змей этот интервал несколько сокращается; у больных – может сокращаться или удлиняться, в последнем случае при задержке линьки прекращается рост змей. Сходную периодичность линек обыкновенной гадюки (каждые 5–6 недель) отмечает Е. Фроммхольд (Frommhold, 1964). Частые линьки – 9–10 раз в первый год – при интенсивном росте гадюк отмечают В.Н. Грубант и соавторы (1973).

См. также раздел «Размножение».

**Продолжительность жизни.** Ранее принималось, что продолжительность жизни обыкновенных гадюк в природе не превышает 14–15 лет (Чан Къен, 1967; Банников и др., 1977; Ивантер, Коросов, 2002). Однако многолетними наблюдениями за мечеными гадюками, проведенными в Чехии и Англии, установлено, что возраст некоторых самцов в естественных условиях может превышать 20 лет (Voženílek, 2000), некоторых самок – 30 лет, причем эти самки достигают половой зрелости в более позднем возрасте по сравнению с другими (Т. Phelps, личное сообщение). А.В. Коросов (2005), проводивший исследования в Карелии, пишет, что гадюки в возрасте не менее 5–7 лет, отловленные на о. Кизи, жили в лаборатории в режиме круглогодичной активности еще 5–7 лет, что соответствует 10–15 годам жизни в природе. При этом смерть от старости (или связанных с ней болезней) наблюдалась в физиологическом возрасте 18–25 лет, что много больше, чем отмечалось в природе (11–13 лет) по снижению доли меченых особей в ряду повторных отловов 1991–2003 гг.

**Питание.** Основу питания обыкновенной гадюки составляют мелкие позвоночные. В Волжском бассейне это – в первую очередь, мелкие млекопитающие (землеройковые, мыши, серая и рыжая полевки, лесная мышовка). Гадюками потребляются также земноводные (обыкновенный тритон, краснобрюхая жерлянка, обыкновенная чесночница, серая и зеленая жабы, остромордая, травяная, озерная, съедобная и прудовая лягушки), ящерицы трех видов (живородящая, прыткая и веретеница), ужи (обыкновенный и водяной), птенцы мелких птиц (мородунка, желтая трясогузка, лесной конек, садовая и серая славки, болотная камышевка, восточный соловей) (Рузский, 1894; Положенцев, 1937, 1941; Попов и др., 1954; Огороков, 1964; Чан Къен, 1967; Гаранин, 1976, 1977, 1983, 1995а; Ушаков, 1980; Приезжев, Попова, 1983; Ушаков, Пестов, 1983; Ермаков, 1997; Бакиев, 1998; Кривошеев, 2002; Павлов, Павлов, 2000; Павлов, 2002, 2004; Песков, 2003а; Табачишин и др., 2006). А.А. Ткаченко (1971) отмечает, что в Башкирском заповеднике пищей гадюкам служат преимущественно мышевидные грызуны и землеройки, причем от других кормов в неволе эти змеи отказывались: «Содержавшие в террариуме гадюки охотно заглатывали мышат, но не трогали птенцов воробья и лягушек, предпочитая голодать в течение 2–3 месяцев» (с. 128). А.Е. Чегодаев (1990) подразделяет обыкновенных гадюк на «мышатниц» и «лягушатниц». С.А. Чернов (1953б) связывает такие внутривидовые особенности питания с влажностью местообитаний: «В более сухих местах в составе пищи очень большую роль играют мелкие грызуны, полевки разного возраста – от новорожденных до взрослых, мыши, молодые водяные крысы, в более влажных – бесхвостые земноводные» (с. 211). А.С. Мальчевский (1941) в желудке обыкновенной гадюки, добытой в Тимашевской лесной полосе на территории нынешней Самарской области, отмечает степного грызуна – степную пеструшку.

Н.В. Шибанов (1939), М.Г. Сорокин (1959) и В.И. Огороков (1964) упоминают о потреблении молодыми гадюками насекомых. Б.А. Красавцев (1938) в желудке гадюки из окрестностей Владимира обнаружил слизня, относящегося к роду *Arion*. В.А. Попов и соавторы (1954) отмечают в содержимом кишечника 13 обыкновенных гадюк из Татарии: в восьми кишечниках – млекопитающих, в одном – лягушек, в пяти кишечниках – насекомых, в одном кишечнике – голого слизня (*Arion* sp.), в трех кишечниках – растительные остатки, в пяти – песчинки, в семи – слизь. «Насекомые представлены в основном мелкими обломками надкрылий жуков» (с. 63). В.К. Жаркова (1971) в книге, посвященной животному миру Рязанской области, пишет, что обыкновенные гадюки «поедают яйца гнездящихся на земле птиц» (с. 55).

По данным, представленным в табл. 21, основным компонентом питания обыкновенных гадюк из Самарской области являются полевки, реже встречаются другие мелкие млекопитающие, птицы, пресмыкающиеся и земноводные; причем, только неполовозрелые гадюки поедают пресмыкающихся и земноводных.

Охотясь на грызунов, обыкновенная гадюка может забираться в норы (Цееб, 1951). Если она охотится, подстерегая свою добычу, то при ее приближении змея быстро выбрасывает голову и переднюю часть туловища и кусает. «Через некоторое время она

начинает ползти, ориентируясь с помощью языка и якобсонова органа, по следам укушенного животного, успевшего отбежать или отпрыгнуть, находит и заглатывает его» (Чернов, 1953б, с. 211). Молодые же гадюки, по данным И.С. Даревского (1949), лягушат поедают живьем, не выпуская их изо рта после первого нападения на них.

Таблица 21

Содержание желудков обыкновенных гадюк из Самарской области

Пищевые объекты	Количество желудков		Количество экземпляров	
	абс.	%	абс.	%
озерная лягушка <i>Rana ridibunda</i>	1	2,3	1	2,2
обыкновенная чесночница <i>Pelobates fuscus</i>	1	2,3	1	2,2
веретеница обыкновенная <i>Anguis fragilis</i>	1	2,3	1	2,2
прыткая ящерица <i>Lacerta agilis</i>	1	2,3	1	2,2
водяной уж <i>Natrix tessellata</i>	1	2,3	1	2,2
птицы Aves (ближе неопределенные остатки)	2	4,5	2	4,5
полевка рыжая <i>Clethrionomys glareolus</i>	22	50,0	22	48,9
полевка серая <i>Microtus arvalis</i>	5	11,3	5	11,1
полевки Microtinae (ближе неопределенные остатки)	6	13,6	7	15,6
мышь лесная <i>Apodemus sylvaticus</i>	1	2,3	1	2,2
грызуны Rodentia (ближе неопределенные остатки)	2	4,5	3	6,7
бурозубки <i>Sorex</i> sp.	1	2,3	1	2,2
Всего	44	100,0	45	100,0

Наибольшие относительные размеры жертв характерны для неполовозрелых особей. Так, перезимовавший гадючонок массой 4,1 г способен убить и переварить взрослую ящерицу почти такой же массы – 4,0 г (Дробенков, 2005).

С.М. Дробенковым (2005) отмечается следующая закономерность, которая, по его мнению, имеет методологическую ценность. Частота встречаемости кормящихся особей коррелирует со средней периодичностью питания гадюк. При этом уточняется, что в июне доля змей с пищей в желудках составляла примерно 1/5 половозрелых особей, что соответствовало ритмичности питания – примерно 1 раз в 5 суток.

Согласно данным, полученным в Беларуси и на сопредельных с ней территориях (Дробенков, 1996), среднесуточный рацион питания обыкновенных гадюк общей длиной (*L.+L.cd.*) 260–795 мм оценивается в  $4,49 \pm 0,40$  г/сут. У самцов младшей возрастной группы он составляет  $1,9 \pm 0,19$  г/сут., у самцов старшей группы –  $2,4 \pm 0,23$ , у самок –  $3,5 \pm 0,38$  и  $4,0 \pm 0,47$  соответственно, у неполовозрелых –  $0,9 \pm 0,10$  г/сут. (Дробенков, 2005). Ежегодные потребности в пище для одной гадюки составляют 100–200% от собственной массы тела (Schiemenz, 1978; Коросов, Фомичев, 2008). Экспериментально установленный коэффициент использования (ассимиляции) пищи для данного вида змей составляет 86,3% (Pomianowska-Pilipiuk, 1974).

У обыкновенной гадюки переваривание пищи начинается уже при 10°C, тогда как у других видов европейских гадюк оно происходит при более высокой температуре (Литвинов, 2004). После зимовки и перед уходом на зимовку обыкновенные гадюки не питаются. Взрослые самцы и самки во время спаривания и линьки потребляют очень мало пищи. Самки в период беременности кормятся также мало. Активность питания самцов после спаривания возрастает (Чан Кьен, 1967). По материалам из центральной части Беларуси, опубликованным С.М. Дробенковым (2005), сезон трофической активности неполовозрелых гадюк – в сравнении с половозрелыми – примерно на месяц продолжительней: у первых он раньше начинается весной и позже заканчивается осенью. Самцы имеют один выраженный пик трофической активности – в первой декаде июня, когда доля особей с пищей в желудках достигает 25,9%. После этого интенсивность питания самцов начинает постепенно

снижаться, и к концу лета значение данного показателя уменьшается до 12,7%. Трофическая активность самок имеет двухпиковый характер: первый пик приходится на начало лета, когда у беременных интенсивно развиваются эмбрионы, второй – на конец лета, что обусловлено активным питанием после родов (Дробенков, 2005).

П.А. Дрягин (1926) сообщает о случае, когда пойманная в конце апреля 1921 г. гадюка прожила в неволе 5 месяцев без пищи.

**Паразиты.** У обыкновенной гадюки в Самарской области отмечено 6 видов гельминтов: трематоды – *Paralepoderma cloacicola* (Lühe, 1909), *Strigea strigis* (Schrank, 1788), larvae, *Alaria alata* (Goeze, 1782), larvae; скребни – *Centrorhynchus aluconis* (Müller, 1780), larvae; нематоды – *Oswaldocruzia goezei* Skrjabin et Schulz, 1952, *Rhabdias fuscovenosus* (Railliet, 1899) (Кириллов, 2000; Евланов и др., 2001, 2002; Кириллов и др., 2003а). Данные о локализации и местах обнаружения представлены в таблице 22.

Трематоды: *Paralepoderma cloacicola* найдены у 2 из 4 змей из Бузулукского бора в количестве 19 и 91 экз., *Strigea strigis*, larvae – у одной из 4 змей из Бузулукского бора в количестве 2 экз. и у гадюк из Самары, *Alaria alata*, larvae – у 2 из 4 змей из Бузулукского бора в количестве 201 и 910 экз.; скребень *Centrorhynchus aluconis*, larvae – у гадюк из Самары; нематоды: *Oswaldocruzia goezei* – у одной из 4 змей из Бузулукского бора в количестве 2 экз., *Rhabdias fuscovenosus* – у гадюк из Самары (Кириллов, 2000; Евланов и др., 2001; Кириллов и др., 2003а).

Данные о сезонной динамике состава гельминтов у обыкновенных гадюк из Самары представлены в табл. 23.

Таблица 22

Зараженность гельминтами обыкновенных гадюк из Самарской области  
(по: Кириллов, 2000; Евланов и др., 2001, 2002; Кириллов и др., 2003а;  
Кириллов, Бакиев, 2003; А.А. Кириллов, личное сообщение)

Гельминты	Локализация	Места обнаружения
<i>Paralepoderma cloacicola</i>	прямая кишка	Бузулукский бор
<i>Strigea strigis</i> , larvae	брыжейка, жировая ткань, полость тела	Бузулукский бор, г. Самара
<i>Alaria alata</i> , larvae	жировая ткань, полость тела	Бузулукский бор
<i>Centrorhynchus aluconis</i> , larvae	брыжейка	г. Самара
<i>Oswaldocruzia goezei</i>	кишечник	Бузулукский бор
<i>Rhabdias fuscovenosus</i>	легкие	г. Самара
<i>Physaloptera clausa</i> , larvae	слизистая кишечника	

Таблица 23

Состав гельминтов у обыкновенных гадюк ( $n=46$ ) из Самары весной, летом и осенью: над чертой – показатель экстенсивности заражения (экз.), в скобках – интенсивность заражения (экз.), под чертой – индекс обилия гельминтов (экз.) (по: Кириллов и др., 2003а)

Гельминты	Месяц		
	май	июль	сентябрь
<i>Rhabdias fuscovenosus</i>	$\frac{15,4 \pm 10,1}{1,8 \pm 1,3}$ (7–16)	$\frac{6,7 \pm 6,5}{1,2 \pm 1,2}$ (11)	$\frac{6,7 \pm 6,5}{1,7 \pm 1,7}$ (27)
<i>Strigea strigis</i> , larvae	$\frac{6,7 \pm 6,5}{0,1 \pm 0,1}$ (1)	–	$\frac{6,7 \pm 6,5}{0,1 \pm 0,1}$ (1)
<i>Centrorhynchus aluconis</i> , larvae	$\frac{38,5 \pm 13,5}{0,4 \pm 0,2}$ (1–2)	$\frac{22,2 \pm 13,9}{0,2 \pm 0,1}$	$\frac{40,0 \pm 12,3}{0,3 \pm 0,1}$ (1)

**Хищники.** М.С. Горелов и соавторы (1992) сообщают о случаях нападения муравьев на молодых обыкновенных гадюк в Самарской области и пишут, что «к хищникам, существенно влияющим на популяцию гадюки, следует, в первую очередь, отнести птиц (цаплевых, соколообразных, врановых) и млекопитающих (ежей и псовых – лис, собак)» (с. 180). В Ставропольском районе, на Самарской Луке, около Змеиног затора, одна обыкновенная гадюка была извлечена нами из желудка водяного ужа *Natrix tessellata*.

В сводке А.Г. Бакиева (2007) к потребителям обыкновенной гадюки отнесены следующие обитающие в Самарской области позвоночные, включая домашние виды животных: 5 видов пресмыкающихся – веретеница ломкая *Anguis fragilis*, обыкновенный уж *Natrix natrix*, водяной уж *N. tessellata*, обыкновенная медянка *Coronella austriaca*, обыкновенная гадюка *Vipera berus* (каннибализм); 16 видов птиц – курица домашняя *Gallus gallus*, журавль серый *Grus grus*, цапля серая *Ardea cinerea*, тетеревиный *Accipiter gentilis*, лунь луговой *Circus pygargus*, лунь болотный *Circus aeruginosus*, коршун черный *Milvus migrans*, беркут *Aquila chrysaetus*, могильник *Aquila heliaca*, подорлик большой *Aquila clanga*, сарыч *Buteo buteo*, змеяд *Circaetus gallicus*, филин *Bubo bubo*, ворона *Corvus cornix*, сойка *Pica pica*, сойка *Garrulus glandarius*; 14 видов млекопитающих – еж белогрудый *Erinaceus concolor*, собака домашняя *Canis familiaris*, лисица *Vulpes vulpes*, енотовидная собака *Nyctereutini procyonoides*, горноста́й *Mustela erminea*, ласка *Mustela nivalis*, колонок *Mustela sibirica*, хорь лесной *Mustela putorius*, хорь степной *Mustela eversmanni*, норка европейская *Mustela lutreola*, норка американская *Mustela vison*, барсук *Meles meles*, кошка домашняя *Felis silvestris*, кабан *Sus scrofa*.

**Защитное поведение.** Выделены следующие элементарные оборонительные реакции: отдергивание головы, выдергивание хвоста, ускорение движений, изменение направления движений, шипение, принятие позы активной обороны, угрожающий бросок, бросок-укус, укус-огрызание. Поза активной обороны и бросок-укус легче всего провоцируются движущейся мишенью, схематично напоминающей «морду врага» (например, бумажный круг с глазами). При встрече с человеком гадюка стремится уползти. В этом случае, только препятствуя убежанию, можно вызвать укусы. Укус-огрызание и при отлове, и в эксперименте возникал при длительном удержании или резком схватывании за туловище (Затока, 1985). Н.В. Шибанов (1939, с. 772) писал про обыкновенную гадюку: «Укусы людей гадюками, принимая во внимание, что местами эти змеи очень обыкновенны, случаются очень редко. Объяснение заключается в том, что, как правило, гадюка кусает человека только в том случае, если он наступит на нее или преследует и ей некуда скрыться. Обыкновенно же при приближении человека она или остается лежать спокойно или же спешит бесшумно уползти и скрыться».

Согласно медицинской статистике, гадюка кусает человека, когда ее пытаются взять в руки или причиняют боль, например, нечаянно наступив на змею босой ногой. По опубликованным данным (Юшков, 1993, 1994; Юшков, Воронов, 1994; Пестов и др., 2000, 2001; Копылов, Бакиев, 2001; Песков, 2003а, б; Наумкина, Павлов, 2006, 2007), в большинстве случаев укусы приходится на верхние конечности, а среди пострадавших от укусов гадюк преобладают мужчины. Если змея не успевает скрыться от преследователя, то она шипит и делает выпады в его сторону. Даже будучи пойманной, гадюка иногда бьет ловца головой, не открывая рта (Литвинов, Ганщук, 1999б).

«Гадюки трусливы, активно на домашних животных, тем более на человека, не нападают и кусаются, когда их коснутся ногой или рукой и они испугаются» (Положенцев, Кучеров, 1957, с. 42). Обыкновенная гадюка «миролюбива и кусает только в том случае, если человек наступит на нее или неосторожно схватит рукой» (Першаков, 1983, с. 103). Гадюки, взятые в руки, могут брызгаться экскрементами. Изредка представители данного вида при их поимке имитируют смерть (Литвинов, Ганщук, 1999а). Замечено быстрое привыкание к применявшимся стимулам, и в первую очередь к прикосновениям рук; «приручение» наблюдалось уже на 3–4 сутки после отлова у всех змей, независимо от индивидуальных оборонительных наклонностей, что еще раз характеризует укус как чрезвычайный вариант

обороны у гадюки (Затока, 1985). «О миролюбии говорит и то, что школьники иногда, не зная, что это ядовитая змея, ловят и держат их дома или в пионерских лагерях, играют с ними, не подвергаясь укусам» (Приезжев, Попова, 1983, с. 58). Н.В. Шибанов (1939) упоминает «случаи, что гадюку, не узнав, брали в руки, причем змея даже не делала попыток кусаться» (с. 772).

**Укусы гадюками людей.** Сбор и систематизация статистических данных, охватывающих Самарскую область в целом, по змеиным укусам не велись (Бакиев, Файзулин, 2001) и до сих пор не ведутся. Отрывочные фактические данные, относящиеся к Самарской области, об укусах здесь людей гадюками и лечении пострадавших в областной клинической больнице опубликованы в двух статьях (Копылов, Бакиев, 2001; Песков, 2003б).

Материалом для первой статьи (Копылов, Бакиев, 2001) послужили опросные сведения, а также отчеты и стационарные журналы, хранящиеся в токсикологическом отделении Самарской областной клинической больницы им. М.И. Калинина. Данные об укусах экзотических для Самарского региона ядовитых змей (щитомордник, гюрза, кобра), которым подвергались террариумисты и специалисты, работающие с экзотическими змеями, при этом не учитывались.

Как сообщается в статье П.Е. Копылова и А.Г. Бакиева (2001), опрос 15 пострадавших говорит о следующем. Учитывая распространение двух видов гадюк в Самарской области, можно предположить, что 11 случаев (73%) относится к обыкновенной гадюке, а 4 случая (27%) – к степной гадюке. Сроки укусов – с апреля по сентябрь, что соответствует сезонной активности гадюк. Локализация укуса: в 12 случаях (80%) – рука, по одному случаю – нога, живот, спина. По крайней мере, в 9 случаях из 15 (60%) пострадавшие пытались оказать себе первую помощь. Они самостоятельно или с помощью присутствующих выдавливали или отсасывали кровь из ранки, что считается правильными действиями в течение первых минут после змеиного укуса. В 3 случаях совершены в качестве первой помощи (дополнительно к правильным действиям) вредные при укусах гадюками действия: в одном случае принятие алкоголя после укуса, в двух других – наложение жгута на укушенную конечность. В 13 случаях (87%) пострадавшие обратились за помощью в медицинские учреждения. Из 15 пострадавших – 13 мужчин (87%) и 2 женщины (13%).

Согласно отчетам, за период 1998–2001 гг. в токсикологическое отделение Самарской областной клинической больницы им. Калинина поступили 44 пострадавших от укусов ядовитых змей: 1998 г. – 10, 1999 г. – 16, 2000 г. – 8, 2001 г. – 10. Разумеется, это составляет только какую-то часть пострадавших от укусов гадюк в пределах всей области. В областную больницу поступают, вероятно, более половины укушенных в окрестностях областного центра, но весьма незначительная доля из укушенных в районах, особенно удаленных от Самары. Большинство пострадавших проходит лечение в городских и районных больницах.

В найденных стационарных журналах токсикологического отделения больницы им. М.И. Калинина имеются сведения о 30 поступивших в отделение с укусами змей за указанный четырехлетний период: 26 (87%) из них мужчины, 4 (13%) женщины; локализация укуса – в одном случае нога, в одном случае шея, в остальных 42 случаях (93%) рука; даты укусов – с 18 апреля (2000 г.) по 15 сентября (1998 г.).

И по опросным сведениям, и по данным из областной больницы им. Калинина, можно сделать следующие выводы о локализации укусов и половом составе укушенных. Во-первых, в большинстве случаев (40 из 45, или 89%) укусы приходятся на верхние конечности. Во-вторых, среди пострадавших от змеиных укусов преобладают мужчины (39 из 45, или 87%). Оба вывода основываются на статистически значимых различиях: нулевая гипотеза о случайной разнице между выборочными долями опровергается на 0,1%-ном уровне значимости ( $P < 0,001$ ). Сходные тенденции наблюдаются в опубликованных данных по Пермской (Юшков, Воронов, 1994) и Нижегородской (Пестов и др., 2001) областям.

Первый факт (преобладающая по статистике локализация укуса – рука), по мнению Е.П. Копылова и А.Г. Бакиева (2001), объясняется миролюбивостью гадюк. При встрече с человеком гадюка стремится скрыться и кусает его только тогда, когда поставлена им в

безвыходное положение. В 5 из 45 случаев (11%) гадюка кусала человека, который, не заметив змею, ложился или наступал на нее, либо придавливал ее рукой. В 40 остальных случаях (89%) люди специально дразнили гадюк, ловили, пытались взять в руки или убить их, в процессе чего 38 человек были укушены в руку, один в ногу и один в шею. Типичные обстоятельства укуса гадюкой описаны в литературе: «Поймал змею и баловался, последняя вырвалась и укусила» (Юшков, Воронов, 1994, с. 154), «Играл со змеей в нетрезвом виде» (там же, с. 155), «При попытке поймать змею» (там же, с. 157), «Это случилось при попытке засунуть бедное животное в бутылку» (Кривошеев и др., 2001, с. 48), «При попытке убить змею» (Пестов и др., 2001, с. 75). Е.П. Копыловым и А.Г. Бакиевым (2001) отмечен случай, при котором одна пойманная гадюка укусила двух человек, когда ее передавали из рук в руки.

Второй факт (преобладание мужчин среди укушенных) можно объяснить тем, что женщины «более осторожны и внимательны и менее склонны к опасным экспериментам и проявлениям агрессии по отношению к змеям» (Пестов и др., 2001, с. 75).

Как сообщает в своей статье А.Н. Песков (2003б), в 2002 г. в токсикологическое отделение областной клинической больницы им. Калинина поступило 11 пострадавших от укусов ядовитых змей. Автор пишет, что 2 случая (18,2%) связано с экзотическими видами змей, и предполагает, что 7 случаев (63,6%) относится к обыкновенной гадюке и 2 случая (18,2%) – к степной гадюке. При этом из 9 пострадавших от местных гадюк 6 (66,7%) мужчин и 3 (33,3%) женщины.

В статьях Е.П. Копылова, А.Г. Бакиева (2001) и А.Н. Пескова (2003б) приведена схема лечения, применяемая в токсикологическом отделении областной клинической больницы им. Калинина при тяжелой и средней тяжести интоксикациях. Эта схема включает следующее.

1. Обработка раны с использованием антисептиков (фурацилин, перекись водорода, бриллиантовый зеленый).

2. Введение сыворотки «Антигадюка» (150 АЕ по Безредке).

3. 1–2 раза в сутки (в зависимости от тяжести состояния больного) внутривенно капельно: раствор натрия хлорида 0,9% (800 мл), раствор глюкозы 3% (800 мл).

4. В системе капельно: раствор преднизолона (30–90 мг), раствор димедрола 1% (1 мл), раствор кальция хлорида 10% (10 мл), раствор эуфиллина 2,4% (10 мл), раствор лазикса 2% (4 мл).

5. Внутримышечные инъекции: раствор преднизолона (30–60 мг 3–4 раза в сутки), раствор димедрола 1% (1 мл 1 раз в сутки), раствор гепарина (по 2500 ЕД 4 раза в сутки), раствор бензилпенициллина (по 500000 ЕД 6 раз в сутки).

6. Внутривенно струйно: раствор кальция хлорида 10% (10 мл 1–2 раза в сутки).

Говоря о схеме лечения змеиных укусов в областной клинической больнице им. Калинина, необходимо оговорить ряд моментов, связанных с серотерапией. Раньше, согласно разрешению Минздрава СССР, при укусе обыкновенной гадюкой рекомендовалось применять противоядную сыворотку «Антигюрза» производства НПО «Вакцина» (г. Ташкент). Такая научно необоснованная серотерапия оказалась низкоэффективной и даже вредной из-за высокого риска развития побочных эффектов. З.С. Баркаган писал: «При укусах обыкновенной гадюки мы вообще никогда не прибегаем к сывороточной терапии, которая может оказаться намного опаснее самого змеиного укуса, а добиваемся быстрого излечения пострадавших (в среднем за 2,5 дня) только адекватной гемотрансфузионной терапией» (1973, с. 30). «При легко протекающих интоксикациях и укусах таких малоопасных змей, как гадюка обыкновенная и степная <...> прибегать к сывороточной терапии в подавляющем большинстве случаев нет необходимости» (Баркаган, 1991, с. 329).

Моновалентная противоядная сыворотка «Антигюрза» приготавливалась из крови лошадей, иммунизированных возрастающими дозами яда гюрзы *Macrovipera lebetina* – вида, не обитающего на территории Самарского региона. Яд гюрзы отличается от ядов гадюк обыкновенной *Vipera berus* и ренардовой *V. renardi* по своему белковому составу и, соответственно, в сыворотке «Антигюрза» присутствует другой, специфичный именно для

яда гюрзы, набор антител. Как пишут Д.Б. Гелашвили и И.В. Исаева (1995), моновалентная сыворотка «Антигюрза» в меньшей степени нейтрализует действие ядов гадюковых змей рода *Vipera*, хотя и дает перекрестную реакцию с иммунологически близкими ядами, например, обыкновенной гадюки *V. berus*. Кроме того, поступавшая в Россию из Узбекистана сыворотка «Антигюрза» была недостаточно очищена от балластных веществ (Гелашвили, Исаева, 1995), не относящихся к специфичным антителам (иммуноглобулинам) и способных вызывать побочные эффекты. Все эти причины и обуславливают низкую эффективность применения сыворотки «Антигюрза» при лечении пострадавших от укусов обыкновенных и ренардовых гадюк.

С 1999 г. в токсикологическое отделение областной клинической больницы стала поступать сыворотка против яда гадюки обыкновенной («Антигадюка») производства ФГУП «Аллерген» (г. Ставрополь), по сравнению с «Антигюрзой» более эффективная при укусах обыкновенной гадюки. По имеющимся в настоящее время сведениям, при изготовлении сыворотки «Антигадюка» используется яд обыкновенной гадюки, поставляемый из Московской и Новосибирской областей.

При этом необходимо учитывать, что белковый состав ядовитого секрета обыкновенных гадюк из разных популяций отличается (Давлятов, 1981, 1985). Такие межпопуляционные отличия пептидного состава яда подтверждают и результаты наших собственных исследований (Бакиев и др., 2008б; Маленев и др., 2009б). Следовательно, яды гадюк из разных мест обитания будут иметь различный антигенный состав, и состав антител в сыворотке может различаться в зависимости от места получения ядовитого секрета. Поэтому с целью повышения лечебного эффекта серотерапии при укусах обыкновенных гадюк нам представляется целесообразным изготавливать сыворотку, полученную на основе яда обыкновенных гадюк из того региона, где она будет применяться. Т.е. можно с достаточной долей уверенности предположить, что для пострадавших от укусов обыкновенной гадюки в Самарской области максимальной эффективностью будет обладать сыворотка, полученная на основе ядовитого секрета обыкновенных гадюк, обитающих в данном регионе. Учитывая симпатрическое обитание обыкновенной и степной гадюк в Самарской области и других регионах, вероятно, перспективным является создание для таких регионов поливалентной сыворотки, приготовленной с использованием ядов местных гадюк обоих видов.

Заканчивая этот раздел, приведем цитату из книги «Животный мир Среднего Поволжья»: «У нас неизвестны случаи смерти от укусов гадюками» (Положенцев, 1937, с. 94). За многолетний последующий период случаев змеиных укусов с летальным исходом на территории Самарской области, по всей видимости, не происходило. Поступающая к нам информация о таких случаях оказывалась при проверке ложной.

**Клиническая картина.** Укус обыкновенной гадюки «сопровождается развитием местной боли, распространяющегося геморрагического отека, слабостью, тошнотой, головокружением. Возможно нарушение сердечной деятельности и развитие почечной недостаточности» (Орлов и др., 1990, с. 108). В числе токсических эффектов, вызываемых ядом обыкновенной гадюки, отмечаются локальные повреждения тканей – отеки, геморрагия и мионекроз (Calderon et al., 1993).

При укусе гадюк преобладают местные поражения – отек, сильная боль и кровоизлияния в области укуса, в тяжелых случаях распространяющиеся на большую часть туловища. Окружающая ранку ткань сильно опухает и краснеет, развиваются геморрагические отеки, обусловленные как повышением сосудистой проницаемости, так и нарушениями в свертывающей системе крови.

Ключевым звеном в лабораторной диагностике острых отравлений ядом обыкновенной гадюки являются изменения крови: эритроцитемия, гемоглобинемия, увеличение количества незрелых форм лейкоцитов, эозинофилия, повышение содержания креатинина и мочевины, изменения показателей свертываемости крови. Морфологическая картина при смертельных отравлениях представлена признаками быстро наступившей

смерти и дисциркуляторно-дистрофическими изменениями внутренних органов (Амелехина, 2000).

**Состав и механизм действия яда.** Яд обыкновенной гадюки содержит протеазы, фосфоэстеразу, 5'-нуклеотидазу, фосфолипазу A<sub>2</sub>, гиалуронидазу, кининогеназу (Орлов и др., 1990). В яде обыкновенной гадюки были также обнаружены фосфомоноэстераза, рибонуклеаза и аргинингидролаза (Siigur et al, 1979).

Ведущим компонентом в яде обыкновенной гадюки является ряд протеолитических ферментов с тромбино-, трипсино-, калликреиноподобным действием, разрушающие ткани и свертывающие кровь. До 75% протеолитической активности яда обыкновенной гадюки приходится на металлопротеиназы и 25% – на сериновые протеиназы (Siigur et al, 1979). Кроме протеолитической, яд обыкновенной гадюки характеризуется также фибринолитической и антикоагулянтной активностью (Calderon et al., 1993).

Под действием ферментов яда из тканей высвобождаются эндогенные биологически активные амины (гистамин, брадикинин, серотонин и др.), которые вызывают падение артериального давления, увеличение сосудистой проницаемости и нарушение трофики тканей (Гелашвили, Исаева, 1995).

Результаты исследований А.М. Захарова (1966, 1977) говорят о том, что ядовитый секрет обыкновенной гадюки обладает также нейротоксическим действием. Ядовитая железа гадюк состоит из двух отделов, названных Захаровым по месту расположения «передним» и «задним». Передний отдел продуцирует секрет, в котором содержится важный компонент яда, отвечающий за нейротоксический эффект – мукополисахаридаза (гиалуронидаза). По сравнению с кобрами, у гадюк она вырабатывается в очень малом количестве. В заднем отделе железы выделяется и хранится белковый секрет. При этом вещества, вырабатываемые в разных отделах, строго изолированы, а образование активного яда происходит лишь в момент укуса при смешивании обоих секретов. У животного, погибшего в результате введения сухого яда, обнаруживается общее повреждение кровеносной системы, выраженное в многочисленных кровоизлияниях, отеке, обширной гематоме в области введения яда; все органы патологически изменены вплоть до деструкции ткани. При исследовании характера токсичности нативных секретов из разных отделов железы гадюки оказалось, что секрет переднего отдела нетоксичен; секрет заднего отдела гемотоксичен, и его действие сходно с действием сухого яда; действие искусственной смеси обоих секретов нейротоксично и сходно с действием укуса. При высушивании яда гадюк и последующем его разведении инактивируется компонент, необходимый для придания яду гадюк нейротоксических свойств – гиалуронидаза, вырабатываемая в переднем отделе железы.

К сожалению, другие упоминания о наличии нейротоксических свойств яда обыкновенной гадюки нам неизвестны, но косвенным доказательством этих рассуждений является тот факт, что в яде обыкновенной гадюки обнаружены и гиалуронидаза, и фосфолипаза A<sub>2</sub> (Siigur et al, 1979).

Исследования свойств яда обыкновенной гадюки мы проводили по нескольким направлениям – определение токсичности, измерение активности ряда основных ферментов и анализ пептидного состава ядовитого секрета, обращая особое внимание на внутривидовую изменчивость этих характеристик (Мурзаева и др., 1995, 2000; Маленев и др., 2006а, б, 2007а–в; Бакиев и др., 2008б; Шуршина и др., 2009). Результаты этих исследований, дополненные новыми данными, приведены ниже.

**Токсичность ядовитого секрета.** Определение токсичности ядовитого секрета является отправным пунктом при изучении биологической активности змеиных ядов. Наиболее часто используемые тесты на острую токсичность включают определение средней летальной (среднесмертельной) дозы (ЛД<sub>50</sub>) яда на лабораторных животных. Среднесмертельная доза ЛД<sub>50</sub> определяется как «статистически полученное выражение разовой дозы вещества, которая вызывает гибель 50% животных» (Безруков и др., 1995).

Основная методическая схема определения ЛД<sub>50</sub> хорошо разработана и состоит в определении дозы ядовитого секрета, вызывающей гибель 50% подопытных животных. Для

этого группам экспериментальных животных вводят раствор яда в возрастающих количествах, через 24 часа фиксируют количество погибших животных в группах, определяют зависимость величины эффекта от дозы введенного вещества и определяют дозу токсина, при которой гибнет 50% опытных животных. В своих экспериментах для определения ЛД<sub>50</sub> ядовитого секрета обыкновенных гадюк из разных популяций мы использовали модифицированный метод пробит-анализа (Безруков и др., 1995).

При определении токсичности используют разные виды экспериментальных животных – мыши, крысы, морские свинки, кролики, собаки, лягушки, ящерицы, птицы и др. Оказалось, что видовая чувствительность экспериментальных животных к одному и тому же яду имеет значение при интерпретации результатов определения ЛД<sub>50</sub>. Поэтому целесообразным считается использование в качестве экспериментальных животных те виды, которые являются пищевыми объектами змей в естественных условиях. Так, сравнение ЛД<sub>50</sub> ядов нескольких видов гадюк рода *Vipera*, выполненное на сверчках *Grillus bimaculatus*, показало явную связь значения среднесмертельной дозы с энтомофагией – чем меньше значение ЛД<sub>50</sub>, тем выше процент насекомых в пищевом рационе данного вида (Starkov et al., 2007). Это лишний раз подчеркивает эволюционное формирование свойств ядовитого секрета в направлении пищевой преференции ядовитых змей (Mebs, 1999).

Для определения токсичности ядовитого секрета обыкновенных гадюк образцы яда из разных областей Волжского бассейна мы собирали в 2002–2006 гг. и анализировали по мере поступления. В данной серии экспериментов мы использовали «объединенные» образцы, в которых собран яд от нескольких экземпляров гадюк из одной популяции, различающихся по полу, размеру, возрасту и физиологическому состоянию, т.е. во всех образцах индивидуальные различия в той или иной степени усреднены. Образцы были выбраны таким образом, чтобы в пределах одной серии экспериментов можно было сравнить ЛД<sub>50</sub> яда гадюк из географически удаленных популяций и ЛД<sub>50</sub> яда гадюк различной подвиговой принадлежности. Все эксперименты по токсикометрии проводили на белых мышах-самцах массой 20±1 г, как и рекомендует Временная фармакопейная статья (Яд гадюки обыкновенной..., 1998). Инъекции яда проводили микрошприцом (10–100 мкл) подкожно в область верхней части левого бедра. Продолжительность острого опыта составляла 24 часа, после чего фиксировали число погибших экспериментальных животных.

Результаты наших экспериментов по токсикометрии ядов обыкновенной гадюки из Самарской области и других регионов представлены в табл. 24. Надо заметить, что межподвидовые и межпопуляционные различия в значениях ЛД<sub>50</sub> незначительны.

Таблица 24

ЛД<sub>50</sub> яда обыкновенных гадюк из различных точек ареала

Места сбора образцов	<i>M±m</i>
Самарская обл.	3,9±0,52
Нижегородская обл.	3,2±0,36
Ульяновская обл.	3,8±0,65
Республика Татарстан	3,6±0,66
Республика Мордовия	3,0±0,67
Республика Чувашия	4,7±1,09
Пермская обл.	3,2±0,72
Пензенская обл.*	4,1±0,73
Граница Пензенской и Саратовской областей*	2,9±0,52
Саратовская обл.*	3,6±0,51

Примечание: \* – образцы ядовитого секрета обыкновенных гадюк с хорошо выраженными признаками подвида *V. b. nikolskii*.

Ранее проведенные Я.Д. Давлятовым (1981, 1985) исследования ядовитого секрета кобры, гюрзы, обыкновенного щитомордника, песчаной эфы, обыкновенной и степной гадюк

указывают на существование у некоторых видов межпопуляционных отличий в токсичности ядов, а также пептидного состава и активности ферментов. При этом образцы яда обыкновенных гадюк из Харьковской области «разнятся» от таковых из Брестской и Псковской областей. Я.Д. Давлятовым было отмечено, что у обыкновенной гадюки межпопуляционные различия в токсичности и других свойствах ядовитого секрета выражены значительно слабее, чем у гюрзы и кобры, а у степной гадюки и песчаной эфы таких различий вообще не выявлено. К сожалению, в публикациях Давлятова (1981, 1985) не приведены конкретные цифры, подтверждающие эти утверждения, за исключением числа фракций, выделенных при электрофорезе.

Для выявления возможных различий токсичности ядовитого секрета, обусловленных полом гадюк, мы определили величину ЛД<sub>50</sub> яда, взятого отдельно у самцов и самок из популяции обыкновенных гадюк, обитающих в городской черте Самары. Животные были отловлены в одной популяции, в одно и то же время, и ядовзятия проводили одновременно. Это было сделано для того, чтобы свести к минимуму влияние других возможных факторов изменчивости свойств ядовитого секрета (географического, сезонного и т.п.). Яд от самцов ( $n=14$ ) и самок ( $n=8$ ) собирали в отдельные чашки Петри, высушивали в стандартных условиях и проводили эксперименты по токсиметрии, определяя значения ЛД<sub>50</sub> отдельно для самок и самцов. Результаты этих экспериментов отражены в табл. 25.

Таблица 25

ЛД<sub>50</sub> (мг/кг) яда самцов и самок обыкновенной гадюки из г. Самара

Пол	$M \pm m$	$t_{\phi}$	$P$
самцы	3,9±0,52	0,39	>0,05
самки	3,7±0,50		

Из этих данных видно, что статистически достоверных различий в значениях ЛД<sub>50</sub> яда самок и самцов не обнаруживается, т.е. самки и самцы обыкновенной гадюки исследованной популяции продуцируют ядовитый секрет с примерно одинаковым значением ЛД<sub>50</sub>. Этот результат не позволяет говорить о том, что по токсичности своего яда самцы или самки в популяции обладают какими-либо преимуществами в умерщвлении потенциальных пищевых объектов.

Аналогичные результаты были получены на разных видах ядовитых змей другими исследователями, в работах которых было показано отсутствие различий в токсичности и составе ядов, обусловленных полом животных (Taborska, 1971; Glenn, Straight, 1977, 1978; Chippaux et al., 1982). Как считают некоторые исследователи (Latifi, 1984; Chippaux et al., 1991), пол змей не является причиной, влияющей на изменчивость свойств ядов.

Таким образом, из приведенных выше результатов следует, что статистически значимых межподвидовых и межпопуляционных отличий в токсичности исследованных образцов ядовитого секрета обыкновенной гадюки нами не выявлено. Не обнаружены и половые различия ЛД<sub>50</sub> яда на примере самцов и самок данного вида из Самары. Вполне вероятно, что выявить различия нам не позволили ограниченные возможности метода токсиметрии. Об этом косвенно говорят и близкие значения ЛД<sub>50</sub> ядов разных видов гадюковых змей, к примеру: ЛД<sub>50</sub> яда гюрзы составляет 3,6–6,6 мг/кг, щитомордника – 4,2–5,4 мг/кг, эфы – 4,0–5,8 мг/кг (Яды змеиные..., 1977).

Надо подчеркнуть, что токсичность является интегральным показателем воздействия ядовитого секрета на организм, не позволяющим выявить специфику воздействия токсина. По всей видимости, внутривидовые отличия свойств яда следует искать на более глубоких уровнях – на уровне активности ферментов или полипептидного состава ядовитого секрета.

**Протеолитическая активность ядовитого секрета.** Как уже упоминалось выше, протеолитические ферменты ядовитого секрета обыкновенных гадюк играют ключевую роль

в картине отравления ядом гадюк. Поэтому особое внимание мы уделили исследованию именно этого параметра и изучению его меж- и внутривидовой изменчивости.

Ранее была охарактеризована протеолитическая активность яда обыкновенных гадюк, обитающих в разных административных областях Волжского бассейна (Мурзаева и др., 1995, 2000). В этих публикациях приведены следующие лимиты протеолитической активности: Самарская область – 19,9–30,7 мкг тирозина / мг белка в минуту, Пензенская – 18,1–28,9, Московская – 28,9–34,3, Нижегородская – 27,1–36,2. Авторы обратили внимание на то, что активность протеаз яда «самарских» и «пензенских» гадюк ниже по своему уровню по сравнению с «московскими» и «нижегородскими». Также было отмечено, что обыкновенные гадюки из Московской и Нижегородской областей представлены светлой цветовой формой, а из Самарской и Пензенской – темной (Мурзаева и др., 1995).

Позднее различия в протеолитической активности яда обыкновенных гадюк нами были рассмотрены более подробно. Здесь следует уточнить, что в качестве субстрата протеиназы мы использовали казеин, поэтому в дальнейшем речь пойдет именно о казеинолитической активности ядовитого секрета (Murata et al., 1963).

Мы определили активность протеолитических ферментов в «объединенных» образцах ядовитого секрета, полученных от гадюк, встречающихся в различных областях Волжского бассейна (Самарская область и прилегающие регионы). «Объединенные» образцы представляли собой яд, собранный вместе от нескольких (от 5 до 12) гадюк из одной популяции. Привязка к административным единицам принята для удобства обозначения мест обитания гадюк. Для сравнения мы использовали образцы, полученные от гадюк с разной выраженностью признаков двух подвидов – *Vipera berus berus* и *V. b. nikolskii*. Так, признаки второго подвида наиболее ярко выражены у гадюк из Пензенской и Саратовской областей. Результаты определения протеолитической активности яда обыкновенных гадюк из разных популяций представлены в табл. 26. Анализ этих данных позволяет сделать ряд выводов.

Во-первых, удельная активность протеаз яда гадюк из разных популяций сильно различается. К примеру, различия средних значений активности протеаз яда между гадюками из Республики Мордовия и Пензенской области являются в высшей степени статистически значимыми ( $t_{\phi}=6,98$ ;  $P<0,001$ ). Минимальное среднее значение протеолитической активности (7,8 мкг тирозина/мг белка в мин) отмечено в образце яда из Саратовской области, которое почти в 4 раза ниже максимального среднего значения (28,0 мкг тирозина/мг белка в мин), отмеченного в образце из Майнского района Ульяновской области.

Во-вторых, если рассматривать данные табл. 26 с точки зрения принадлежности гадюк к подвидам, то можно заметить, что в ядовитом секрете обыкновенных гадюк с хорошей выраженностью признаков подвида *V. b. nikolskii* – из популяций Пензенской и Саратовской областей – обнаружено самое низкое значение протеолитической активности, в 2–4 раза ниже, чем в других областях и республиках. Это позволяет предположить более низкую активность протеаз в яде гадюки Никольского по сравнению с номинативным подвидом. В подтверждение вышесказанного можно привести значение протеолитической активности в образце яда змей из бассейна р. Дон в Харьковской области Украины, где сохранились наиболее «чистые» популяции гадюки Никольского. Оно оказалось равным всего лишь 2,1 мкг тирозина/мг белка в мин.

В-третьих, если проанализировать географическую направленность изменения уровня активности протеаз в образцах ядовитого секрета, то – с продвижением от популяций с более выраженными признаками номинативного подвида *V. b. berus* в Волжском бассейне к популяциям с преобладающими признаками гадюки Никольского *V. b. nikolskii* в бассейне Дона – наблюдается тенденция снижения среднего значения активности протеолитических ферментов. Можно заметить, что образцы из Пензенской и Саратовской областей с низкими значениями протеолитической активности относятся к территориям у водораздела Волги и Дона.

Анализ «объединенных» образцов ядовитого секрета гадюк имеет ряд недостатков. В «объединенном» образце параметры ядовитого секрета в той или иной мере усреднены уже во время ядовзятия, при котором яд от нескольких особей собирается вместе в одну чашку Петри. Многократные определения протеолитической активности одного «объединенного» образца яда из популяции не дают представления о внутривидовой изменчивости параметров яда гадюк, а результаты анализа отражают лишь методическую ошибку определения активности фермента. Не исключено, что полученное на «объединенном» образце значение активности фермента может значительно отличаться от среднего уровня активности фермента у особей в популяции.

Таблица 26

Протеолитическая активность яда обыкновенных гадюк из разных популяций  
Волжского бассейна

Область и район сбора образцов		<i>n</i>	Протеолитическая активность, мкг тирозина/мг белка в мин	
			<i>lim</i>	<i>M±m</i>
Самарская обл.	г. Самара	15	14,6–26,1	20,2±0,85
Нижегородская обл.	Тоншаевский р-н	8	19,2–22,3	20,6±0,41
Ульяновская обл.	Майнский р-н	5	24,2–31,3	28,0±1,33
Республика Татарстан	Лениногорский р-н	5	14,8–21,2	18,3±1,16
Республика Мордовия	Темниковский р-н	5	14,5–23,9	18,0±1,66
Республика Чувашия	Алатырский р-н	5	19,7–23,9	22,4±0,78
Пензенская обл.*	Пензенский р-н	9	6,4–11,5	9,3±0,56
граница Пензенской и Саратовской обл.*	долина р. Хопер	5	6,0–9,4	8,2±0,59
Саратовская обл.*	Аткарский р-н	4	7,4–8,0	7,8±0,13

Примечание: \* – образцы ядовитого секрета гадюк, наиболее соответствующих подвиду гадюки Никольского *V. b. nikolskii*; *n* – число определений активности ферментов в «объединенном» образце

На наш взгляд, более корректным в данном случае является анализ «индивидуальных» образцов, при котором яд от каждой гадюки, отловленной в одной популяции, собирается и анализируется отдельно. Поэтому в дальнейшем мы анализировали именно «индивидуальные» образцы ядовитого секрета.

Нами проведен анализ «индивидуальных» образцов обыкновенных гадюк из трех популяций Самарской области (табл. 27). При этом яд каждой гадюки собирали отдельно и протеолитическую активность определяли в нативном яде до его кристаллизации.

Таблица 27

Протеолитическая активность яда самцов и самок обыкновенной гадюки  
из трех популяций Самарской области

Место отлова	Пол	<i>n</i>	Протеолитическая активность, мкг тирозина/мг белка в мин		<i>t<sub>φ</sub></i>	<i>P</i>	<i>C<sub>v</sub></i> , %
			<i>lim</i>	<i>M±m</i>			
г. Самара	самцы	29	8,4–37,9	20,1±1,42	0,21	>0,05	38,1
	самки	15	9,8–34,6	20,6±1,97			37,1
окр. с. Шелехметь	самцы	18	8,3–28,9	15,4±1,47	0,49	>0,05	40,5
	самки	6	2,5–32,9	17,1±4,21			60,5
окр. с. Жигули	самцы	21	4,3–14,8	10,7±0,67	1,59	>0,05	28,7
	самки	9	8,1–22,8	12,9±1,38			32,2

Обнаружена высокая внутрипопуляционная изменчивость активности протеолитических ферментов: минимальные и максимальные значения внутри каждой популяции различаются в 3 раза и более, значение коэффициента вариации ( $C_v$ ) у выборок самцов составляет 28,7–40,5%, у самок – 32,2–60,5%. Из этих данных становится понятным, что при сравнении ядов гадюк из разных популяций нельзя опираться на величину протеолитической активности яда отдельно взятой особи из-за значительной внутрипопуляционной изменчивости.

Установление причин такой изменчивости бывает затруднено в связи с невозможностью учета многих влияющих факторов. Отлов гадюк в одном месте (порой на очень ограниченном участке) и в одно время позволяет исключить географический, сезонный и микроклиматический факторы, которые могут повлиять на индивидуальное значение активности протеаз яда. Поэтому основной причиной таких различий свойств ядовитого секрета гадюк внутри отдельной популяции, скорее всего, является различный генетический статус особей. Считается, что изменчивость свойств ядовитого секрета находится под генетическим контролем и служит основой микроэволюционного процесса (Chippaux et al., 1991; Mebs, 1999).

Как и в случае с токсичностью яда (см. табл. 25), полученные нами данные не позволили выявить статистически значимых половых внутрипопуляционных различий в протеолитической активности яда. Эти результаты говорят в пользу равных условий у самцов и самок (при одинаковом количестве выделенного яда) в умерщвлении добычи и, вероятно, переваривании пищи, если вспомнить, что ядовитые железы являются производными слюнных и имеют прямое отношение к процессу пищеварения.

Поскольку статистически значимых различий в активности протеаз между самцами и самками установлено не было, мы объединили в каждой из трех популяций самцов и самок и сравнили выборочные средние значения активности протеаз в яде гадюк без учета половой принадлежности змей (табл. 28).

Таблица 28

Сравнение протеолитической активности яда обыкновенных гадюк из трех популяций Самарской области

Место отлова	$n$	Протеолитическая активность, мкг тирозина/мг белка в мин		$t_{\phi}$	$P$	$C_v$ , %
		$lim$	$M \pm m$			
г. Самара	44	8,8–37,9	20,3±1,22	5,92	<0,001	37,3
окр.с. Жигули	30	4,3–22,8	11,4±0,64			30,9
г. Самара	44	8,8–37,9	20,3±1,22	2,31	<0,05	37,3
окр.с. Шелехметь	24	2,5–32,9	15,8±1,48			45,8
окр.с. Жигули	30	4,3–22,8	11,4±0,64	2,99	<0,01	30,9
окр.с. Шелехметь	24	2,5–32,9	15,8±1,48			45,8

Результаты сравнения средних значений говорят о том, что статистически значимые различия выявлены между всеми тремя популяциями. Наиболее высокое среднее значение протеолитической активности яда отмечено у гадюк из г. Самары, а наиболее низкое – у гадюк из окрестностей с. Жигули. Статистически значимо отличаясь от них, протеолитическая активность яда гадюк из окрестностей с. Шелехметь имеет промежуточное значение.

В настоящее время исследованные 3 популяции практически полностью изолированы друг от друга, причем гадюки из г. Самары обитают на левом берегу Волги, а гадюки из двух других популяций – на правом. Между двумя последними непреодолимым для гадюк барьером является автотрасса М 5. По всей видимости, ныне изолированные популяции являются частями ранее существовавшей единой популяции, во всяком случае, в

истории были такие периоды, когда между ними происходил свободный обмен генетическим материалом. Например, Волга за свою историю не один раз меняла свое русло, и когда-то все 3 места нынешнего обитания гадюк находились в Правобережье.

На «индивидуальных» образцах ядовитого секрета обыкновенных гадюк, обитающих в Красноглинском районе г. Самары, было показано, что процесс кристаллизации ядовитого секрета и его непродолжительное хранение не снижают активности протеолитических ферментов. Для этого активность протеазы определяли в ядовитом секрете сразу после ядовзятия (в нативном состоянии), в кристаллическом состоянии после двухнедельного высушивания и после 6-ти месячного хранения (табл. 29).

Таблица 29

Влияние высушивания и хранения на активность протеолитических ферментов яда обыкновенных гадюк

Показатели	Протеолитическая активность, мкг тир/мг белка мин		
	Нативный яд	Кристаллический яд после 2 нед. высушивания	Ядовитый секрет после 6 мес. хранения
<i>n</i>	11	3	16
<i>lim</i>	11,3–37,9	12,7–27,1	13,1–38,1
<i>M±m</i>	21,9±2,61	20,6±4,19	22,0±1,97

Средние значения активности протеаз, вычисленные отдельно для нативного, высушенного и хранившегося яда, не имеют статистически значимых различий ( $P>0,05$ ). Наблюдающаяся разница в значениях, скорее всего, отражает методическую ошибку определения протеолитической активности. Этот результат говорит о том, что высушивание яда и его непродолжительное (по крайней мере, в течение 6 месяцев) хранение не изменяют величину протеолитической активности, определенную сразу после ядовзятия в нативном ядовитом секрете. Данный вывод имеет большое практическое значение и позволяет проводить определение активности протеазы яда не в полевых условиях при отлове животных, а в лаборатории после окончания полевого сезона и сбора образцов.

Здесь же можно сравнить результаты определения протеолитической активности яда, полученные на «объединенных» и «индивидуальных» образцах. Ранее упоминалось (см. табл. 26), что активность протеазы яда гадюк, встречающихся в черте г. Самары, в «объединенном» образце составляет  $20,2\pm 0,85$  мкг тир/мг белка мин ( $n=15$ , где  $n$  – число определений активности фермента в «объединенном» образце). Усредненное значение протеолитической активности яда гадюк из той же популяции, полученное на «индивидуальных» образцах, оказалось равным  $20,3\pm 1,22$  мкг тир/мг белка мин ( $n=44$ , где  $n$  – число проанализированных «индивидуальных» образцов). Сравнение средних значений показывает отсутствие статистически значимых различий протеолитической активности ( $P>0,05$ ). Это говорит о том, что при использовании двух разных подходов мы получили похожие результаты.

На наш взгляд, результаты, полученные на яде обыкновенных гадюк из Самарской области, с определенной долей осторожности можно экстраполировать на популяции обыкновенных гадюк из других регионов. Для более корректных выводов в дальнейшем мы планируем увеличить число обследованных популяций.

**Активность оксидазы L-аминокислот.** Другим немаловажным ферментом ядовитого секрета обыкновенных гадюк является оксидаза L-аминокислот, катализирующая превращение L-аминокислот в  $\alpha$ -кетокислоты (Iwanaga, Suzuki, 1977).

Из литературных сведений известно, что наличие оксидазы L-аминокислот в ядовитом секрете определяет его цвет. В бесцветных образцах яда активность фермента близка к нулю или совсем не обнаруживается. Эти данные были получены на ядовитом секрете носатой гадюки *Vipera ammodytes* (Kornalik, Master, 1964), гадюки Расселла *V. russellii* (Master,

Kornalik, 1965; Dimitrov, Kankonkar, 1968) и песчаной эфы *Echis carinatus* (Taborska, 1971). Было установлено, что оксидаза L-аминокислот требует присутствия флавинадениндуклеотида (ФАД) в качестве кофермента, от которого и зависит цвет ядовитого секрета (Iwanaga, Suzuki, 1977). Некоторые исследователи считают желтый цвет ядовитого секрета нормой, а бесцветный яд – отклонением от нее (Dimitrov, Kankonkar, 1968).

В наших исследованиях мы также обратили внимание на цвет яда, продуцируемого обыкновенными гадюками. По нашим наблюдениям, обыкновенные гадюки в Волжском бассейне продуцируют ярко-желтый, желтоватый и бесцветный ядовитый секрет. Отметим, что от обыкновенных гадюк, встречающихся в Самарской области, мы всегда получали ядовитый секрет только желтого цвета, а бесцветный ядовитый секрет нами здесь ни разу не был отмечен.

Считается, что для номинативного подвида обыкновенной гадюки характерен желтый яд, а для гадюки Никольского – бесцветный (Mito, Zinenko, 2005). Отметим ряд исключений из этого правила. Нами на территории Волжского бассейна, в Пензенском районе Пензенской области, встречена популяция обыкновенных гадюк, по внешнеморфологическим признакам относящихся к подвиду *V. b. nikolskii*, где встречаются особи, продуцирующие бесцветный яд, и особи, продуцирующие желтый яд. От обыкновенных гадюк из Хвалынского района Саратовской области мы получали желтый ядовитый секрет, который по полипептидному составу соответствовал яду *V. b. nikolskii*. Кроме того, в популяции из Харьковской области Украины (бассейн Дона) у малой части (1%) гадюк встречается яд желтоватого цвета (А.И. Зиненко, устное сообщение).

Количественно оценить интенсивность желтой окраски ядовитого секрета гадюк мы попытались через активность оксидазы L-аминокислот (Wellner, Meister, 1960). Для этого мы определили активность этого фермента в «объединенных» образцах яда обыкновенной гадюки, имеющих разный цвет, из Самарской области и соседних регионов. Результаты определения активности оксидазы L-аминокислот приведены в табл. 30.

Таблица 30

Активность оксидазы L-аминокислот в «объединенных» образцах яда обыкновенной гадюки, имеющих разный цвет

Место отлова	Цвет яда	n	Удельная активность оксидазы L-аминокислот, Е/мг белка в мин	
			lim	M±m
Республика Мордовия, Ковылкинский р-н	ярко-желтый	4	21,89–26,49	24,6±0,97
Нижегородская обл., Тоншаевский р-н	ярко-желтый	7	20,56–26,93	24,1±0,82
Республика Татарстан, Лениногорский р-н	ярко-желтый	5	19,10–25,10	22,6±1,18
Самарская обл., НП «Самарская Лука»	ярко-желтый	7	18,45–23,45	20,9±0,69
Саратовская обл., Хвалынский р-н	желтоватый	3	5,22–7,45	6,4±0,64
Пензенская обл., Пензенский р-н*	желтоватый	5	5,36–6,98	6,1±0,14
	бесцветный	6	0,02–0,85	0,5±0,14
Граница Пензенской и Саратовской обл. (долина р. Хопер)*	желтоватый	3	1,03–1,75	1,4±0,21
Саратовская обл., Аткарский р-н*	бесцветный	3	0,86–1,04	0,9±0,06

Примечание: \* – образцы ядовитого секрета обыкновенных гадюк, по внешним морфологическим признакам относящихся к подвиду *V. b. nikolskii*

Как видно из табл. 30, активность оксидазы *L*-аминокислот меняется в образцах от средних значений менее 1,0 Е/мг белка в мин (бесцветный яд из Саратовской и Пензенской областей) до 24,6 единиц (ярко-желтый яд из Республики Мордовия). По активности оксидазы *L*-аминокислот все исследованные образцы ядов можно условно разделить на 3 группы:

- 1) ярко-желтый ядовитый секрет, характерный для *V. b. berus*, с высокой (от 20 Е/мг белка в мин и более) активностью оксидазы *L*-аминокислот;
- 2) бесцветный яд, у которого активность оксидазы *L*-аминокислот близка к нулю или вообще не обнаруживается, характерный для *V. b. nikolskii*;
- 3) ядовитый секрет, по активности оксидазы *L*-аминокислот занимающий промежуточное положение между первыми двумя, имеющий слабую желтоватую окраску, иногда встречающийся у гадюк, по внешнеморфологическим признакам относящихся гадюке Никольского *V. b. nikolskii*.

При попарном сравнении средних значений активности фермента в образцах, относящихся к разным популяциям, обнаруживаются статистически значимые различия. К примеру, различия между выборочными средними образцов яда гадюк из Самарской и Пензенской областей в высшей степени достоверны:  $t_{\phi}=17,70$ ;  $P<0,001$ . Сравнение же образцов ядовитого секрета желтого цвета из популяций Самарской и Нижегородской областей и Республик Мордовия и Татарстан статистически значимых различий не выявило ( $P>0,05$ ).

Как и в экспериментах по определению активности протеаз в ядовитом секрете гадюк из разных популяций, здесь также заметна тенденция снижения активности оксидазы *L*-аминокислот при продвижении от популяций с хорошо выраженными признаками *V. b. berus* к популяциям с признаками *V. b. nikolskii*. Эти изменения сопровождаются изменением интенсивности желтой окраски образцов яда – от ярко-желтого до бесцветного и снижением общего уровня активности протеолитических ферментов.

Изменчивость активности оксидазы *L*-аминокислот была обнаружена и внутри некоторых популяций Волжского бассейна. Такую изменчивость мы обнаружили в трех популяциях гадюк, встречающихся в Самарской области (в черте г. Самары и на Самарской Луке – в окрестностях с. Жигули и с. Шелехметь). Напомним, что ядовитый секрет обыкновенных гадюк из Самарской области – желтого цвета, визуальное отличие в цвете яда разных особей не обнаруживаются. Для сравнения в табл. 31 мы привели данные из Пензенского района Пензенской области, где встречаются обыкновенные гадюки, продуцирующие либо бесцветный, либо желтоватый яд. Эти эксперименты были проведены с использованием «индивидуальных» образцов. Поскольку статистически значимых различий средних значений активности фермента между самцами и самками обнаружено не было, мы использовали для расчетов выборки, в которых объединили змей обоих полов.

Таблица 31

Активность оксидазы *L*-аминокислот в яде обыкновенных гадюк из популяций Самарской и Пензенской областей

Показатели	Места отлова гадюк				
	Самарская обл.			Пензенская обл., Пензенский р-н	
	г. Самара	Ставропольский р-н, окр. с. Жигули	Волжский р-н, окр. с. Шелехметь		
<i>n</i>	10	26	24	9*	19**
<i>lim</i>	10,0–29,1	11,7–34,2	10,5–35,1	5,4–12,4*	0,0–1,1**
<i>M±m</i>	22,9±1,80	21,1±1,08	23,5±1,47	7,4±0,78*	0,2±0,07**
<i>Cv, %</i>	35,2	26,2	30,5	31,7	128,0

Примечание: \* – желтоватый яд, \*\* – бесцветный яд

Из данных табл. 31 следует, что активность оксидазы *L*-аминокислот в яде обыкновенных гадюк в исследуемых популяциях проявляет внутрипопуляционную изменчивость, как и в случае с протеолитическими ферментами. При этом удельная активность оксидазы *L*-аминокислот в ядах «самарских» популяций варьирует несколько меньше (изменяется приблизительно в 3 раза) по сравнению с «пензенской», где в некоторых образцах вообще не удалось обнаружить активности данного фермента, и значения активности оксидазы *L*-аминокислот в таких образцах были приняты как равные нулю. Коэффициент вариации активности оксидазы *L*-аминокислот в бесцветном яде «пензенских» гадюк очень высок – 128,0%. Большой разброс значений в случае «пензенской» популяции, вероятно, объясняется большей генетической гетерогенностью особей, входящих в ее состав.

Статистически значимых различий средних значений активности оксидазы *L*-аминокислот между тремя популяциями обыкновенных гадюк из Самарской области обнаружено не было ( $P > 0,05$ ). Однако при сравнении любой популяции гадюк из Самарской области с «пензенскими» популяциями обнаруживаются в высшей степени значимые статистические различия ( $P < 0,001$ ).

Вполне вероятно, что активность оксидазы *L*-аминокислот в яде, также как и активность протеолитических ферментов, может отражать результат смешения признаков двух подвидов обыкновенной гадюки, и эти параметры ядовитого секрета могут найти применение в таксономии гадюк в качестве дополнительных диагностических признаков.

**Полипептидный состав ядовитого секрета обыкновенных гадюк.** Методы электрофореза в полиакриламидном геле (ПААГ), разработанные Лэммли (Laemmli, 1970) и Дэвисом (Davis, 1974), в настоящее время широко используются для разделения ядовитого секрета на отдельные пептиды и выявления индивидуальных, межпопуляционных и внутривидовых особенностей пептидного состава (Chippaux et al., 1991). С использованием метода электрофоретического разделения ранее были отмечены межпопуляционные различия белковых компонентов ядовитого секрета из трех популяций обыкновенных гадюк – из Бреста, Пскова и Харькова. «Харьковская» популяция отличается от двух других по числу фракций (Давлятов, 1981, 1985). Это – вероятно, первое упоминание о подвидовых различиях в пептидном составе ядовитого секрета обыкновенной гадюки, если вспомнить, что Псковская и Брестская области входят в ареал номинативного подвида, а лесостепной подвид – гадюка Никольского – был описан с территории Харьковской области.

В.Г. Старков и Ю.Н. Уткин (2001) на основании результатов катионообменной хроматографии сообщали о заметных различиях состава ядов обыкновенных гадюк в двух пулах, обозначенных ими как *V. berus* и *V. nikolskii*. В первый пул вошел яд змей из Московской, Тверской и Владимирской областей (>300 экз.), а во второй – из Пензенской и Саратовской областей (50 экз.). Авторы указывали, что на хроматограмме яда *V. nikolskii* обнаруживаются интенсивные пики, соответствующие полипептидам, которые отсутствуют в яде *V. berus*. По личному сообщению В.Г. Старкова, отлов гадюк в Пензенской и Саратовской областях проводился не в бассейне Волги, а в бассейне Дона. В более поздней публикации этих же авторов (Старков, Уткин, 2003) сообщались результаты сравнительного электрофореза трех образцов яда (Московская, Саратовская и Самарская области): выявлена почти полная идентичность образцов из Московской и Самарской областей.

Мы также применили метод электрофоретического разделения для изучения пептидов ядовитого секрета обыкновенных гадюк из Самарской области и других популяций в пределах Волжского бассейна. Для этого были использованы «объединенные» и «индивидуальные» образцы. Сначала мы сравнили «объединенные» образцы ядовитого секрета обыкновенных гадюк из Волжского бассейна, которые по результатам секвенирования митохондриальной ДНК, точнее – фрагмента гена цитохрома *b* (957 пар оснований), были отнесены к номинативному подвиду *V. b. berus* (Калябина и др., 2003; Kalyabina-Hauf et al., 2004; А.И. Зиненко, личное сообщение) с образцом 7 ядовитого секрета лесостепного подвида *V. b. nikolskii* из речной бассейна Дона (Харьковская область Украины) (рис. 18).

Анализ электрофореграмм, представленных на рис. 18, позволяет отметить следующее. Во-первых, образцы 1–6 имеют сходный пептидный состав и одинаковое количество пептидов, различия обнаруживаются лишь в их количествах. Во-вторых, в яде гадюк из Харьковской области (образец 7) отсутствуют пептиды массой 66,0 и 29,5 кДа, которые обнаруживаются во всех других образцах. В-третьих, пара низкомолекулярных пептидов, обнаруживаемая приблизительно в одинаковых количествах, отличается по молекулярной массе: в образцах 1–6 она составляет 16,8 и 14,7 кДа, а в образце 7 – 16,0 и 15,1 кДа. В-четвертых, в образце № 7 в малых количествах обнаруживается пептид массой 19,8 кДа, отсутствующий в других образцах.

Все эти факты говорят о том, в пределах исследованных популяций Волжского бассейна обыкновенные гадюки продуцируют ядовитый секрет сходного пептидного состава, который отличается от такового у *V. b. nikolskii* из Донского бассейна.

На рис. 19 также представлена картина электрофоретического разделения пептидов ядовитого секрета обыкновенных гадюк из разных популяций. Здесь представлены образцы яда обыкновенной гадюки с водораздела бассейнов Волги и Дона (3 и 4), из бассейна Дона (5–7), а для сравнения использованы образцы ядовитого секрета гадюк из Нижегородской и Самарской областей (1\* и 2\*). Образцы яда 3–7 имеют однотипное распределения пептидов, различия лишь в количестве пептидных компонентов массой 58,8 кДа, 35,0 кДа, 31,4 кДа и 19,8 кДа.

Из приведенных результатов электрофоретического разделения пептидов ядовитого секрета обыкновенной гадюки можно сделать следующие обобщения. Во-первых, для *V. b. berus* и *V. b. nikolskii* характерны разные пептидные спектры яда. Во-вторых, состав пептидов ядовитого секрета обыкновенных гадюк с большой территории Волжского бассейна, включая Самарскую область, типичен для *V. b. berus* и имеет различия лишь в количествах некоторых пептидных компонентов. В-третьих, пептидный состав образцов яда обыкновенной гадюки из бассейна Дона и водораздела Донского с Волжским бассейном типичен для *V. b. nikolskii*.

Выше уже упоминались публикации Я.Д. Давлятова (1981, 1985), в которых отмечено, что белковый состав яда обыкновенных гадюк из Харьковской области существенно отличается от такового из Брестской и Псковской областей. Это не противоречит нашим результатам, если учесть, что Брестская и Псковская области относятся к ареалу номинативного подвида *V. b. berus*, а Харьковская область – к ареалу гадюки Никольского *V. b. nikolskii*.

По аналогии с ферментативной активностью яда мы попытались обнаружить различия пептидного состава яда обыкновенных гадюк внутри популяций. Для этого было проведено электрофоретическое разделение полипептидов «индивидуальных» образцов ядовитого секрета самцов и самок, встречающихся в черте г. Самары (рис. 20А) и на Самарской Луке, в окрестностях с. Жигули (рис. 20Б). Ядовитый секрет самок и самцов в первой популяции идентичен: не выявляются качественные различия в распределении пептидов, а отмечаются лишь количественные различия в содержании отдельных пептидов. Во второй популяции у самцов не обнаруживаются пептиды с молекулярной массой 66,0 и 29,5 кДа, которые присутствуют у самок, т.е. самки «жигулевской» популяции имеют более богатый набор пептидов по сравнению с самцами. В настоящее время функциональное назначение данных пептидов неизвестно, неясен и биологический смысл обнаруженного феномена, тем более что различий в токсичности и активности ферментов в яде самцов и самок нами не было обнаружено.

Как указывалось выше, мы обратили внимание на цветовые вариации яда у обыкновенной гадюки и установили статистически значимые различия в активности оксидазы L-аминокислот, обусловленные цветом ядовитого секрета. Для установления возможных различий в пептидном составе, обусловленных цветом яда, мы провели электрофоретическое разделение белков ядовитого секрета различных цветов – от ярко-желтого до бесцветного. Были проанализированы «объединенные» образцы из различных

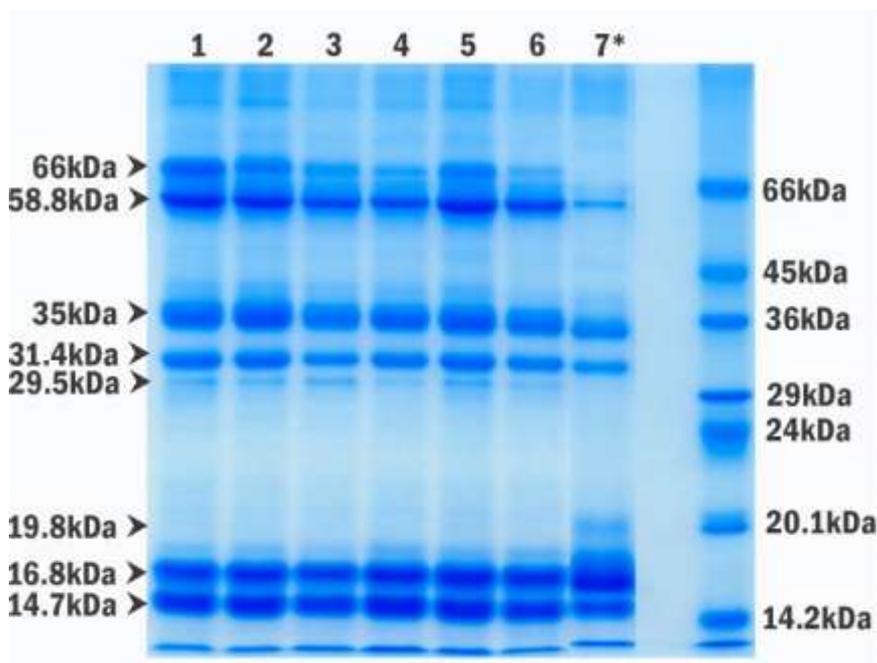


Рис. 18. Картина электрофоретического разделения пептидов ядовитого секрета обыкновенных гадюк из Поволжья, идентифицированных по результатам секвенирования митохондриальной ДНК как *Vipera b. berus*: (1 – Ульяновская обл., 2 – Республика Чувашия, 3 – Нижегородская обл., 4 – Самарская обл., 5 – Республика Татарстан, 6 – Республика Мордовия) и взятого для сравнения образца яда *V. b. nikolskii* (7\* – Харьковская обл.). В правой колонке указаны молекулярные веса маркерных белков, в левой – определенные молекулярные массы основных пептидных фракций ядовитого секрета

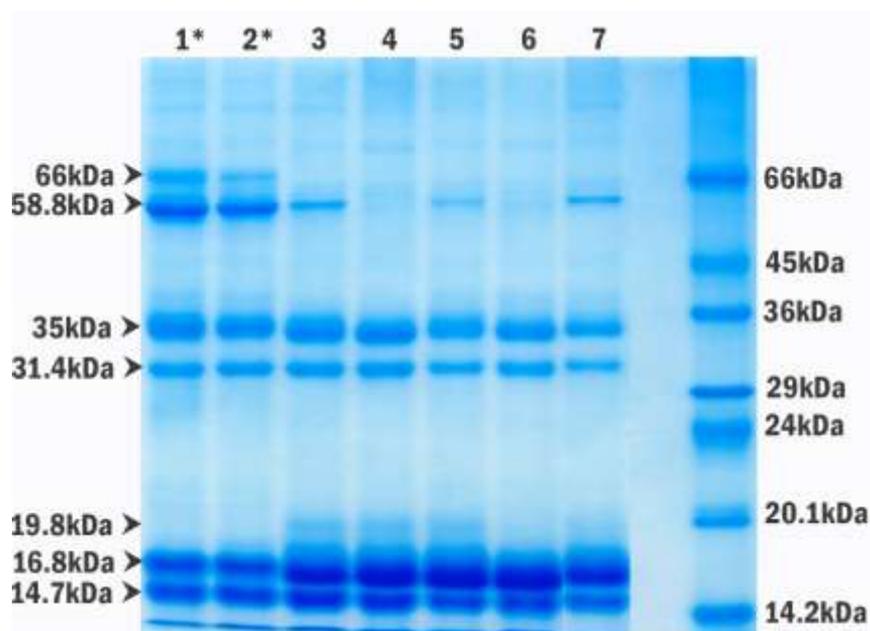


Рис. 19. Картина электрофоретического разделения пептидов ядовитого секрета обыкновенных гадюк из разных популяций: 1 – Нижегородская обл.; 2 – Самарская обл.; 3 – Пензенская обл. (желтый яд); 4 – Пензенская обл. (бесцветный яд); 5 – граница Пензенской и Саратовской обл.; 6 – Аткарский р-н Саратовской обл.; 7 – Харьковская обл. В правой колонке указаны молекулярные веса маркерных белков, в левой – определенные молекулярные массы основных пептидных фракций ядовитого секрета. Звездочкой обозначены образцы яда из Волжского бассейна

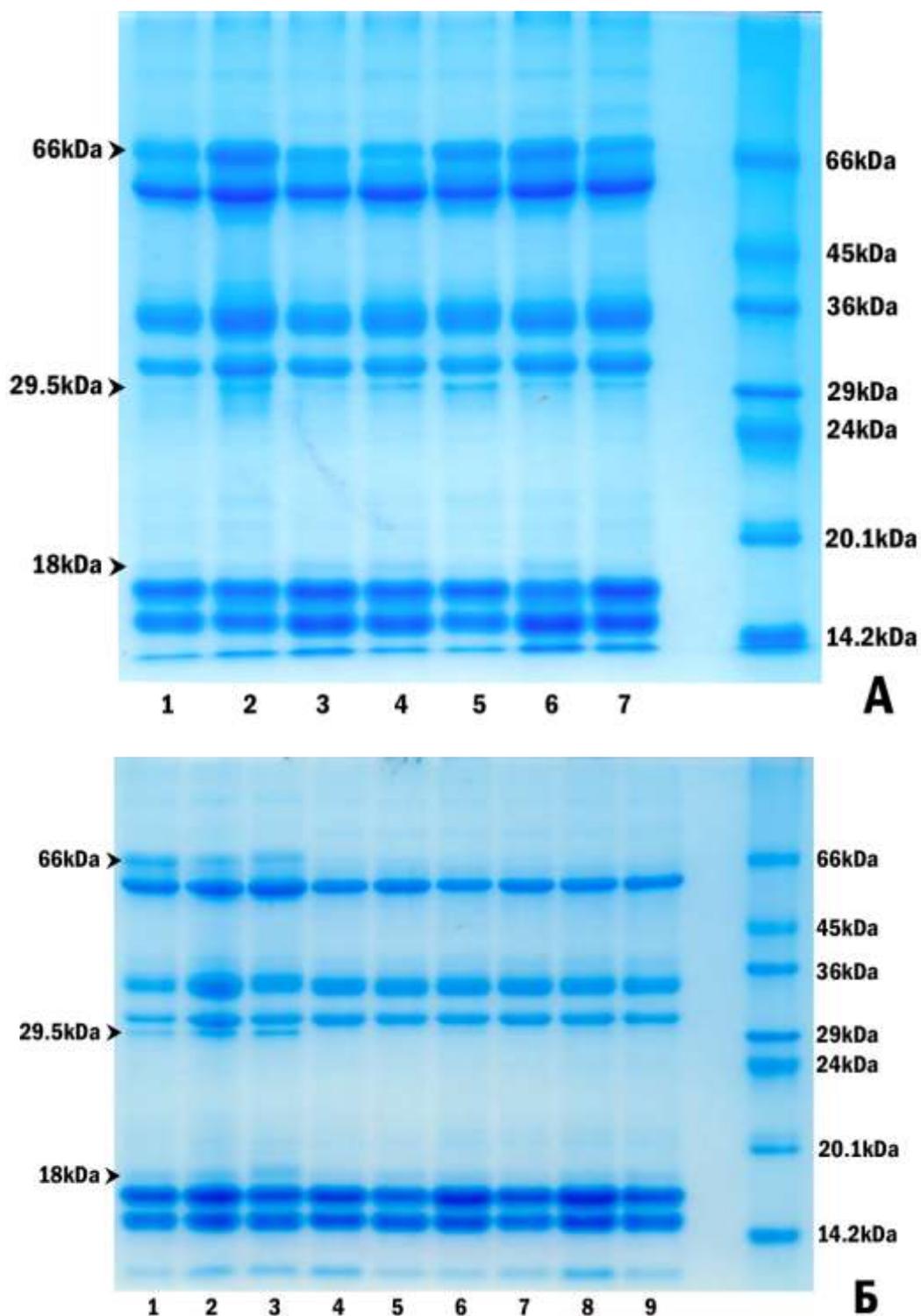


Рис. 20. Картина электрофоретического разделения пептидов ядовитого секрета обыкновенных гадюк из Самарской области: А – образцы ядовитого секрета гадюк из г. Самара (образцы 1–3 – самки, 4–7 – самцы); Б – образцы ядовитого секрета гадюк, обитающих на Самарской Луке, в окрестностях с. Жигули (1–3 – самки, 4–9 – самцы). Цифры в правой колонке – молекулярные массы маркерных белков, в левой – определенные молекулярные массы пептидных фракций ядовитого секрета

пунктов обитания обыкновенных гадюк. Проанализированные образцы визуально по цвету распределены на 3 группы: желтый яд (образец 1 из Самарской области), желтоватый (2 – Пензенский район Пензенской области, 4 – граница Пензенской и Саратовской областей, 5 – Хвалынский район Саратовской области) и бесцветный (3 – Пензенский район Пензенской области, 6 – Аткарский район Саратовской области).

Результаты наших исследований говорят о существовании заметных различий в белковом составе ядов желтого цвета и бесцветного (рис. 21). Можно заметить, что изменения цвета ядовитого секрета совпадают с изменением количества единственного пептида – с массой 58,8 кДа таким образом, что его максимум (13,5%) отмечен в образце 1 желтого цвета из Самарской области, а в бесцветном яде (образцы 3 и 6) он полностью отсутствует. В желтоватом яде (образцы 2, 4 и 5) его количества (6,2, 2,2 и 6,4% соответственно) принимают промежуточные значения.

Рис. 22 подтверждает снижение в яде пептида массой 58,8 кДа по мере снижения активности оксидазы *L*-аминокислот. Выше отмечались низкая активность оксидазы *L*-аминокислот в бесцветном яде обыкновенной гадюки и высокая – в интенсивно окрашенном яде. Данные тенденции повторяют аналогичный характер снижения активности протеаз яда гадюк при продвижении от популяций с признаками *V. b. berus* к популяциям с признаками *V. b. nikolskii*.

Абсолютно идентичные результаты были получены и при разделении «индивидуальных» образцов яда, полученных от гадюк из одной популяции, обитающей в Пензенском районе Пензенской области. Наличие ядовитого секрета двух цветов в этой популяции характерно как для самцов, так и для самок. У всех образцов бесцветного яда также отсутствует фракция с молекулярной массой 58,8 кДа. Полученные результаты не противоречат литературным данным, где были обнаружены различия пептидного состава, обусловленные цветом ядовитого секрета, и у других видов змей (Johnson et al., 1987).

Обнаруженные различия в составе пептидов яда позволяют предположить, что пептид массой 58,8 кДа может иметь отношение к ферментативному комплексу «оксидаза *L*-аминокислот – ФАД», но с полной уверенностью это можно утверждать, когда будет выяснена структурно-функциональная роль данного пептида в ядовитом секрете.

**Состояние охраны.** Как сообщалось выше, в Самарской области вид *Vipera berus* представлен популяциями, совмещающими в себе признаки подвидов *V. b. berus* и *V. b. nikolskii*. Последнюю форму многие герпетологи продолжают признавать самостоятельным видом. Гадюка Никольского в качестве самостоятельного вида *V. nikolskii* включена в Красную книгу Российской Федерации (4 – неопределенный по статусу малоизученный вид) (Божанский, 2001).

Обыкновенная гадюка охраняется в Жигулевском заповеднике, национальных парках «Самарская Лука» и «Бузулукский бор». Занесена в Красную книгу Самарской области с категорией 5/Б (условно редкий вид, плавно снижающий численность).

**Экземпляры коллекции ИЭВБ РАН.** Обыкновенные гадюки, добытые в Самарской области, представлены 57 экземплярами.

№ 1/1. 1 F. ad. 2001 г. Г. Самара, Красноглинский р-н, окр. пос. Управленческий. Бакиев А.Г.

№ 3/3. 1 S. ad. 15.10.2004 г. Шигонский р-н, между с. Муранка и с. Карловка. Поздняков Ю.Н.

№ 16/38. 1 M. ad. 24.04.2005 г. Г. Самара, Красноглинский р-н, окр. пос. Управленческий. Бакиев А.Г.

№ 27/135–143. 9 S. juv. Родились 11.08.2005 г. Потомство самки, отловленной в окр. с. Жигули Ставропольского р-на Самарской обл. 30.07.2005 г. Бакиев А.Г., Кучера Я.

№ 35/192–193. 2 S. juv. 28.04.2005 г. Г. Самара, Красноглинский р-н, окр. пос. Управленческий. Песков А.Н.

№ 38/197. 1 S. ad. 24.04.2005 г. Г. Самара, Красноглинский р-н, окр. пос. Управленческий. Бакиев А.Г.

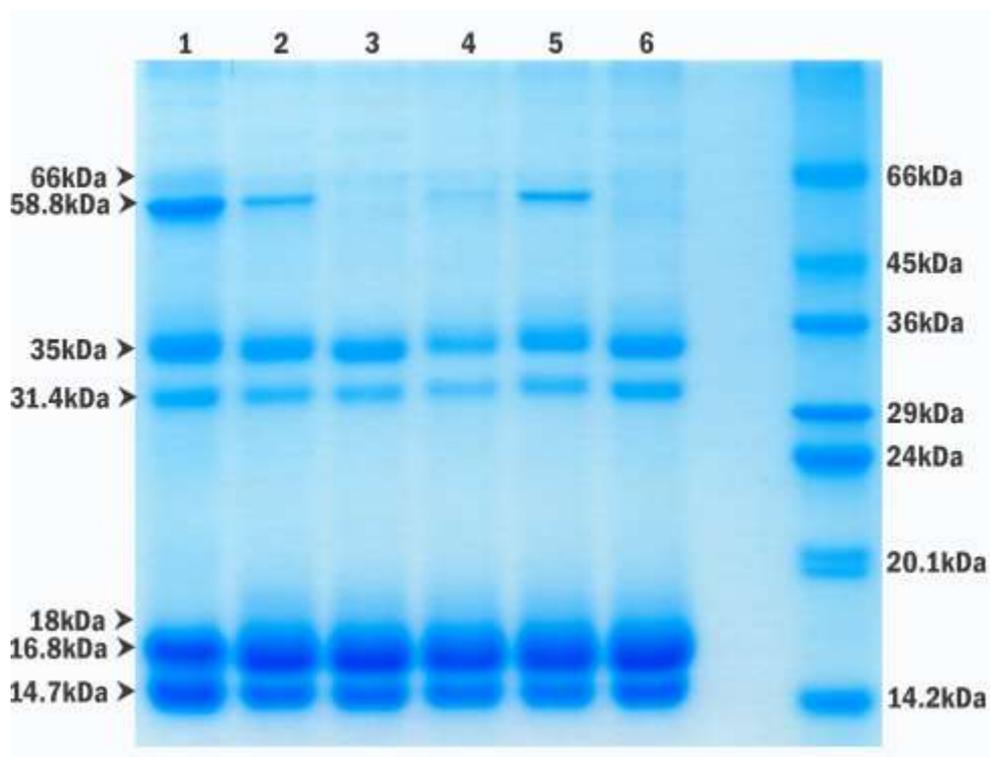


Рис. 21. Электрофореграмма пептидов ядовитого секрета разных цветовых вариаций у обыкновенной гадюки: 1 – Самарская обл., яд желтого цвета; 2 – Пензенский р-н Пензенской обл., яд бледно-желтого цвета; 3 – Пензенская обл., бесцветный яд; 4 – граница Пензенской и Саратовской обл., желтоватый яд; 5 – Хвалынский р-н Саратовской обл., желтоватый яд; 6 – Аткарский р-н Саратовской обл., бесцветный яд. В правой колонке приведены молекулярные массы маркерных белков, в левой – молекулярные массы основных пептидных фракций

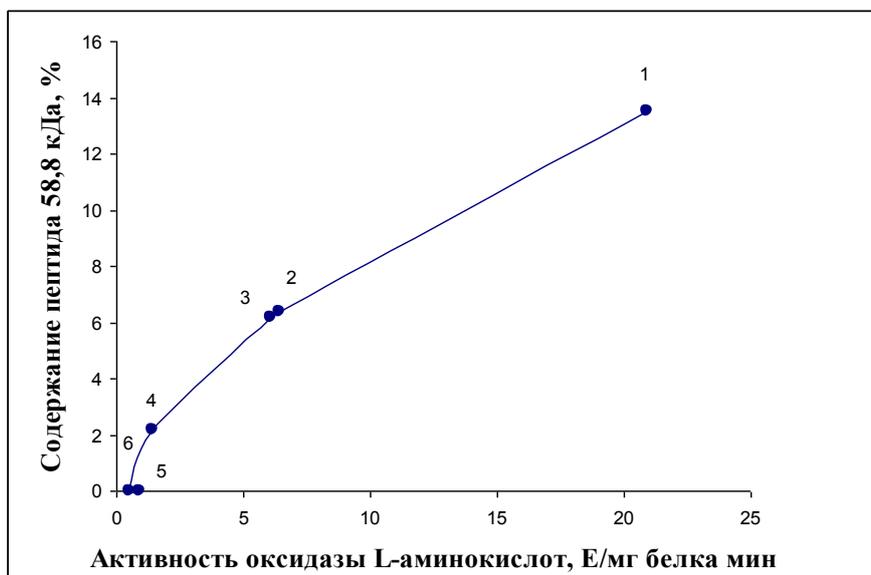


Рис. 22. Содержание пептида массой 58.8 кДа в образцах яда обыкновенной гадюки и активность оксидазы *L*-аминокислот: 1 – г. Самара (желтый яд); 2 – Хвалынский р-н Саратовской обл. (желтоватый яд); 3 – Пензенский р-н Пензенской обл. (желтоватый яд); 4 – граница Пензенской и Саратовской обл. (желтоватый яд); 5 – Пензенская обл. (бесцветный яд); 6 – Саратовская обл. (бесцветный яд)

- № 63/229. 1 M. ad. 03.09.2007 г. Ставропольский р-н, окр. с. Жигули. Бакиев А.Г.
- № 84/288–291. 4 S. ad. 05.2008 г. Волжский р-н, окр. с. Шелехметь. Епланова Г.В.
- № 92/313–315. 3 S. ad. 26.06.2008 г. Волжский р-н, окр. с. Шелехметь. Бакиев А.Г.
- № 112/366. 1 S. ad. 2000 г. Г. Самара, Красноглинский р-н, окр. пос. Управленческий. Бакиев А.Г.
- № 113/367–368. Г. Самара, Красноглинский р-н, окр. пос. Управленческий. 1 S. sad., 1 F. ad. 07.2001 г. № 367 (S. sad.) найден раздавленным на шоссе 21.07.2001 г., № 368 (F. ad.) пойман 27.07.2001 г. Бакиев А.Г.
- № 117/374. 1 M. ad. 16.09.2003 г. Ставропольский р-н, окр. с. Бахилова Поляна, п/л «Артек». Кириллов А.А.
- № 118/375.1 S. ad. 29.07.2001 г. Г. Самара, Красноглинский р-н, окр. пос. Управленческий. Бакиев А.Г.
- № 122/382–386. 5 S. ad. 29.04.2001 г. Ставропольский р-н, окр. с. Жигули. Бакиев А.Г.
- № 123/387. 1 F. ad. 16.05.2001 г. Борский р-н, Бузулукский бор. Бакиев А.Г.
- № 134/419–422. 4 S. ad. 18.05.2002 г. Ставропольский р-н, окр. с. Бахилова Поляна, у горы Змеиная. Литвинов Н.А.
- № 137/426–436. 11 S. juv. 2002 г. Потомство самки, отловленной в окр. пос. Управленческий Красноглинского р-на г. Самара. Бакиев А.Г.
- № 141/446–447. 2 S. juv. 2002 г. Потомство самки, отловленной в окр. пос. Управленческий Красноглинского р-на г. Самара. Бакиев А.Г.
- № 144/450. 1 S. juv. 17.05.2003 г. Волжский р-н, окр. с. Шелехметь. Балтушко А.М.
- № 159/472. 1 S. ad. 20.09.2003 г. Г. Самара, Красноглинский р-н, окр. пос. Управленческий. Большакова О.Е.
- № 161/475. 1 S. juv. 27.09.2003 г. Г. Самара, Красноглинский р-н, окр. пос. Управленческий. Кучера Я.
- № 166/484. 1 F. ad. 31.05.2004 г. Ставропольский р-н, окр. с. Жигули. Кучера Я.
- № 172/491. 1 M. ad. 04.2002 г. Самара, Красноглинский р-н, окр. пос. Управленческий. Бакиев А.Г.
- № 204/562. 1 S. ad. 26.06.2008 г. Волжский р-н, окр. с. Шелехметь, Клюквенное болото. Бакиев А.Г.

## 2.6. Восточная степная гадюка, или гадюка Ренарда *Vipera renardi* (Christoph, 1861)

Восточную степную гадюку, обозначив биноменом *Pelias renardi*, описал Христоф (Christoph, 1861). Он сообщает, что назвал ее в честь своего высокоуважаемого друга и покровителя статского советника Ренарда, обращает внимание на отличия от обыкновенной гадюки *Pelias berus* (цвет радужной оболочки глаза, спинной рисунок, другие признаки) и отмечает ренардову гадюку в окрестностях Сарепты повсюду в степях: «Ich habe in der Umgegend von Sarepta allenthalben in der Steppe diese Schlange gefunden» (р. 606). Согласно приведенной цитате, типовая территория ренардовой гадюки – степи рядом с Сарептой. Место в правобережной части бассейна Нижней Волги, где тогда располагалась немецкая колония Сарепта, находится ныне в городской черте Волгограда.

Удалось найти следующие латинские синонимы названия *Vipera renardi*, которыми гадюка Ренарда обозначалась для Самарской области и некоторых регионов, включающих Самарскую область.

*Coluber renardi* – Бажанов, 1930: 69.

*Vipera ursini renardi* – Терентьев, Чернов, 1949: 269; Чернов: 1954: 152; Банников и др., 1977: 322; Ананьева и др., 1998: 559; Бакиев и др., 1999а: 202.

*Vipera ursinii renardi* – Mertens, Wermuth, 1960: 203; Ведмедеря, 1981: 30; Кузьмин, Семенов, 2006: 94.

*Vipera ursini* – Попов и др., 1954: 61; Банников и др., 1971: 271; Орлов и др., 1990: 111;

Гаранин, 1995а: 24, 1983: 88; Бакиев и др., 1999а: 201; Магдеев, 1999: 197; Орлова, Семенов, 1999: 446; Гаранин и др., 2000: 51; Litvinov, Ganshchuk, 2003: 98.

*Vipera ursinii* – Бакиев, Маленев, 1996: 19.

*Vipera ursini renardii* – Магдеев, Дегтярев, 2002: 93.

*Vipera (ursinii) renardi* – Nilson, Andrén, 1997: 400.

*Vipera (Peliias) renardi* – Ананьева и др., 2004: 214; Joger, Dely, 2005: 343.

**Описание.** В Самарской области (1994–2004 гг.) ренардова гадюка достигает длины (*L.*) 595 мм (самцы) и 630 мм (самки) соответственно (наши данные; Магдеев, Дегтярев, 2002).

На основании наших данных, которые относятся к Большеглушицкому, Большечерниговскому, Волжскому, Кинельскому и Ставропольскому районам, значения внешних морфологических признаков следующие: *L./L.cd.* 5,8–8,3 (самцы), 7,7–10,0 (самки); *Sq.* 19–21, обычно 21; *Ventr.* 141–148 (самцы), 143–152 (самки); *A.* 1, очень редко 1/1; *Scd.* 31–38 (самцы), 24–32 (самки) пар; *Lab.* 8–11, чаще 9.

Верхне-боковые края морды *V. renardi* заострены, составляя отличие от сглаженных краев у *V. berus*. Ноздря небольшого (по сравнению с обыкновенной гадюкой) размера, прорезана в нижней части или (редко) посередине носового щитка. Как правило, имеется единственная апикальная чешуйка, соприкасающаяся с межчелюстным щитком (очень редко таких апикальных чешуек – две, как у обыкновенной гадюки). Зрачок вертикальный.

Тело имеет сверху серую, коричневую, бурю окраску. На верхней поверхности головы выделяется темный Х-образный рисунок (рис. 23). По хребту идет темная зигзагообразная полоса, иногда сглаженная или разбитая на отдельные фрагменты. Бока туловища в темных пятнах. Брюхо светлое, с темными пятнышками. Встречаются целиком или частично черные особи.

**Внутривидовая систематика.** До конца XIX в. натуралисты плохо различали между собой обитающих в Волжском бассейне степных и обыкновенных гадюк, часто объединяя их в один вид биномиальным названием *Coluber berus* или другими биноменами. Относящиеся к этому факту пояснения дает А.М. Никольский (1916): «Степная гадюка была описана Христофом (1861), но А.А. Штраух (1869) соединил этот вид с обыкновенной гадюкой *S. berus* L.; однако Буленже (1893) указал на то, что вид этот следует считать самостоятельным. Так как это было сделано только в 1893 году, то по этот год со времени выхода в свет *Sinopsis Viperiden* А.А. Штрауха, не пытались различать эти два вида, поэтому оба они фигурируют как *S. berus*. В настоящее время не легко разобраться в том, какие указания относятся к одному виду, какие к другому» (с. 220).

Вид *Peliias renardi*, описанный Христофом (Christoph, 1861) из степей около Сарепты, фигурирует под биноменами *Vipera renardi* или *Coluber renardi* в публикациях первой трети XX столетия, касающихся офидиофауны нынешней Самарской области (Гаврилов, Ососков, 1901; Никольский, 1905, 1916; Бажанов, 1930). На протяжении последующих нескольких десятков лет данный таксон признается одним из подвидов степной гадюки *Vipera ursinii* (Swarz, 1936, цит. по: Joger, Dely, 2005; Терентьев, Чернов, 1949; Mertens, Wermuth, 1960; Банников и др., 1977; Ведмедеря, 1981; Боркин, Даревский, 1987; Ананьева и др., 1998; Кузьмин, Семенов, 2006). Мнение о повышении уровня категории таксона *renardi* с подвидового до видового (Nilson et al., 1995; Nilson, Andrén, 1997) находит отражение в ревизии (Nilson, Andrén, 2001) полиморфного комплекса *Vipera ursinii*. Основой для предложенных Нильсоном и Андреном изменений в систематике служит комплексный подход, включающий многомерные морфологические исследования, биохимические и иммунологические данные с использованием фенетических и филогенетических (кладистических) методов анализа. Выделяются 3 подвида ренардовой гадюки. Считается, что большую часть видового ареала занимает номинативный подвид *V. r. renardi* (Christoph, 1861). В отношении номинативного подвида Нильсон и Андрен полагают, что дальнейшие детальные исследования популяций вида позволят подтвердить их мнение о существовании западной (европейская часть), «west *renardi*», и восточной (азиатская часть), «east *renardi*», форм как отдельных филогенетических таксонов. Тянь-шанский подвид *V. r. tienshanica*

Nilson et Andrén, 2001 включает высокогорные популяции Киргизстана, частично Юго-Восточного Казахстана, северных районов Таджикистана, Восточного Узбекистана и Китая (Синьцзян). Третий подвид – *V. r. parursinii* Nilson et Andrén, 2001 – представлен высокогорными популяциями из Северного Синьцзяна (Китай). Остается неясным таксономический статус «алтайской формы» («Altai form of *renardi*», или «Altai steppe viper») из низкогорных популяций в Казахском Алтае (хр. Саур) и частично Синьцзяне (Китай). В перспективе, как следует из приведенной Нильсоном и Андреном (Nilson, Andrén, 2001) информации, не исключается публикация описания алтайского подвида, при этом авторами его научного названия предположительно будут Туниев, Нильсон и Андрен (Tuniyev, Nilson et Andrén), которые обозначили этот таксон.



Рис. 23. Восточная степная гадюка

В публикации У. Йогера и О. Дэли (Joger, Dely, 2005) признаются все подвиды ренардовой гадюки, выделенные Нильсоном и Андреном (Nilson, Andrén, 2001). Однако Йогер и Дэли, в отличие Нильсона и Андрена, не считают самостоятельными видами *V. ebneri* Knoepffler et Sochurek, 1955, *V. eriwanensis* (Reuss, 1933) и *V. lotievi* Nilson et al., 1995, а рассматривают эти 3 таксона (не обитающие в Волжском бассейне) в качестве подвигов ренардовой гадюки. По молекулярным данным (Joger et al., 1992, 2003), между армянской степной гадюкой *eriwanensis* и гадюкой Ренарда имеются лишь недостаточные для видового уровня генетические отличия. Йогером и Дэли (Joger, Dely, 2005) делается ссылка на статью (Kalyabina-Hauf et al., 2004), где изложены результаты секвенирования фрагмента митохондриальной ДНК гадюк. Реконструированная по последовательности гена цитохрома *b* филогения указывает ясное деление комплекса *Vipera ursinii* на 3 линии, которые могут соответствовать видовому уровню: чисто европейский вид *V. ursinii* (Bonaparte, 1835),

турецкий вид *V. anatolica* Eiselt et Baran, 1970, и, наконец, азиатский и восточно-европейский вид с *renardi* и *eriwanensis*. Согласно позиции, которой придерживаются Йогер и Дэли (Joger, Dely, 2005), не исследовавшиеся генетически таксоны *lotievi* и *ebneri* должны пока классифицироваться как подвиды *V. renardi*.

В 2004 г. В.И. Гаранин, А.В. Павлов и А.Г. Бакиев описывают гадюку Башкирובה *V. r. bashkirovi*. Типовой территорией подвида является о. Спасский на Волге (в Спасском районе Республики Татарстан). Распространение гадюки Башкирובה ограничивается, по-видимому, левобережьем Волги (включая прилежащие острова) в Татарстане, Самарской и Ульяновской областях. Гадюка Башкирובה отличается от номинативного подвида крупными размерами, частым проявлением меланизма, в среднем бóльшим количеством брюшных щитков, меньшим – подхвостовых, верхнегубных и нижнегубных. Данный подвид тяготеет к лесным биотопам, и в экологическом плане, по мнению авторов описания (Гаранин и др., 2004), представляет форму, близкую к обыкновенной гадюке. В Самарской области змеи с признаками гадюки Башкирובה отмечены нами в окрестностях рыбхоза «Сускан» (Ставропольский район) и в Красносамарском лесе (Кинельский район).

Таким образом, Самарскую область населяют 2 подвида ренардовой гадюки: номинативный подвид *V. r. renardi* (Christoph, 1861) и гадюка Башкирובה *V. r. bashkirovi* Garanin et al., 2004.

**Распространение.** В лесостепной, степной, полупустынной и пустынной зонах Восточной Европы, Центральной и Средней Азии. В объеме вида, установленном ревизией Нильсона и Андрена (Nilson, Andrén, 2001), *V. renardi* распространяется на западе до Румынии, на востоке – до Алтая и Джунгарии, на севере – до Татарстана, а южные пределы распространения доходят до Азербайджана на Кавказе и до верхнего течения Сыр-Дарьи в Средней Азии. Такое распространение несколько расширится, а южный предел видового ареала окажется в Северном Иране, если, как сделали Йогер и Дэли (Joger, Dely, 2005), увеличить объем *V. renardi*, дополнив его подвидом *V. r. ebneri* (наряду с еще двумя, распространенными несколько северней, таксонами подвидового уровня – *V. r. eriwanensis*, *V. r. lotievi*).

Ареал *V. renardi* охватывает в Самарской области лесостепную и степную зоны. Нет достоверных находок из северо-восточных районов и Самарской Луки.

Точка на Самарской Луке отмечается некоторыми авторами (Банников и др., 1977; Гаранин, 1983) на основании информации из заметки В.А. Кизерицкого (1939), который упоминает степную гадюку в Жигулях. Но достоверных находок с Самарской Луки до сих пор нет, хотя вид отмечается в Правобережье на прилежащих к ней с юго-запада территориях Сызранского района Самарской области (Давыдов, 1995; Бакиев, Файзулин, 2002б; Гаранин и др., 2004), которые, строго говоря, к Самарской Луке и Жигулям не относятся.

Через Самарскую область проходит северная граница ареала. Места находок отмечены на рис. 24.

**Стации и обилие.** Распределение вида в Самарской области связано, главным образом, с открытыми биотопами (рис. 25). Ренардовые гадюки обитают здесь на целинных участках степи, в редкоствольных лесах и на примыкающих к ним луговых и остепненных участках, на облесенных склонах овражно-балочных систем, «кустарниковых лугах», в зарослях камыша, на заброшенных пашнях (Магдеев, 1995; Магдеев, Павлов, 1995; Бакиев, 1998; Песков, 2003а; Гаранин и др., 2004; Бакиев и др., 2008а). Освоение лесных влажных биотопов ренардовой гадюкой отмечено нами в двух популяциях Левобережья: во-первых, в Кинельском районе Самарской области (Красносамарское лесничество) и, во-вторых, на границе Мелекесского района Ульяновской области и Ставропольского района Самарской области (рыбхоз «Сускан» и его окрестности). Ренардова гадюка в Красносамарском лесничестве ошибочно – ввиду необычной биотопической приуроченности наряду с морфологическими отклонениями «от нормы» – отмечалась как обыкновенная гадюка или гадюка Никольского, фигурируя под этими названиями в ряде работ (Маньковский, 1980; Горелов и др., 1992; Магдеев, Бакиев, 1995; Бакиев и др., 1996а).

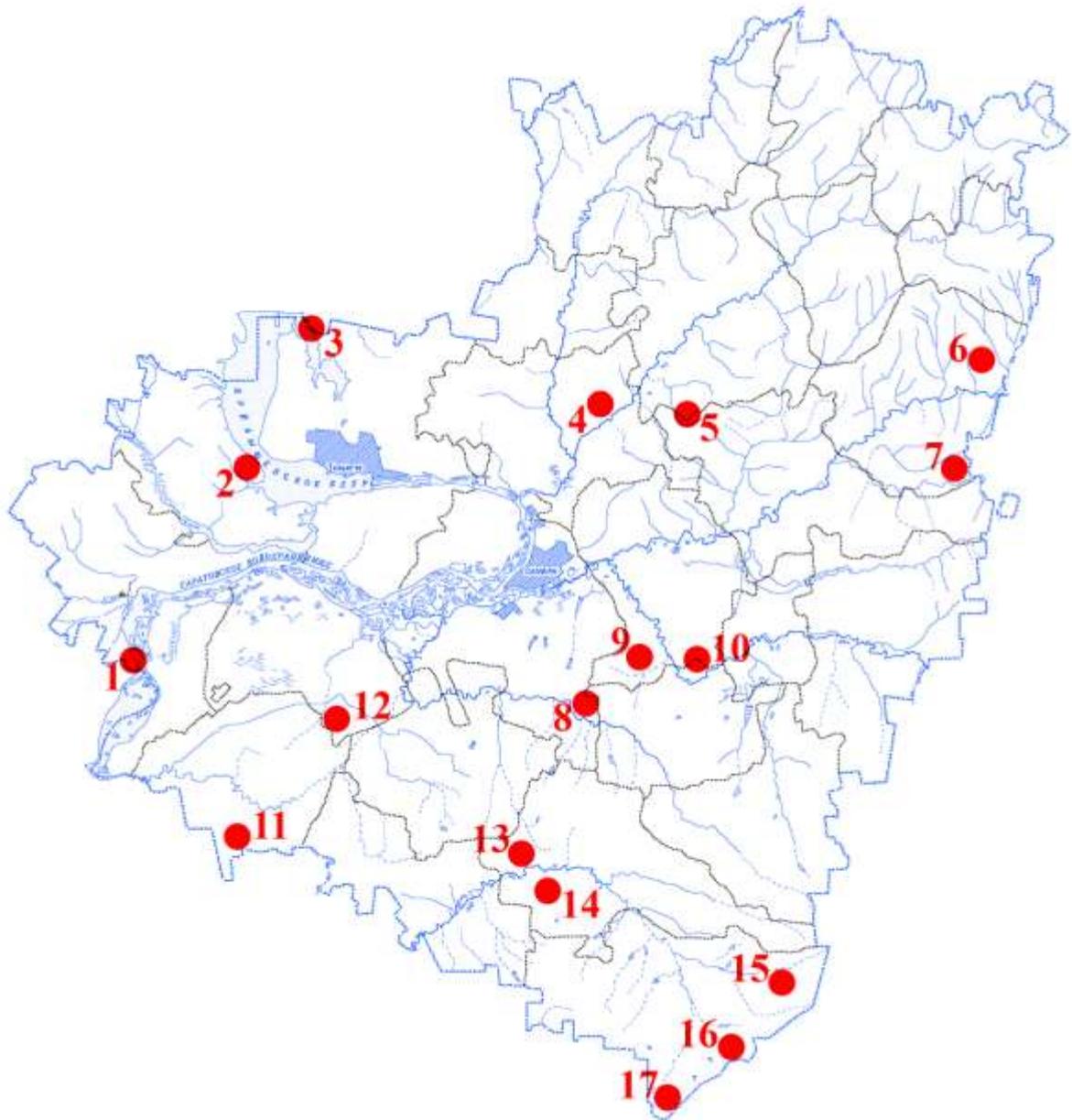


Рис. 24. Места находок восточной степной гадюки в Самарской области: 1 – Сызранский р-н, окрестности п. Новокашпирский (Бакиев, Файзулин, 2002б; Гаранин и др., 2004), 2 – Шигонский р-н, окрестности с. Климовка (наши данные, 2005 г.), 3 – Ставропольский р-н, окрестности рыбхоза «Сускан» на границе с Мелекесским р-ном Ульяновской области (Гаранин и др., 2004), 4 – Красноярский р-н, окрестности с. Раевка (коллекция ИЭВБ РАН), 5 – Сергиевский р-н, окрестности с. Краково (коллекция ИЭВБ РАН), 6 – Похвистневский р-н, окрестности с. Старопохвистнево, гора Копейка (Горелов, 1996; Бакиев, Файзулин, 2002б), 7 – Похвистневский р-н, долина реки М. Кинель (Гаранин и др., 2004), 8 – Волжский р-н, окрестности с. Яблоновый Овраг (наши данные, 2009 г.), 9 – Кинельский р-н, окрестности с. Парфеновка (Магдеев, Дегтярев, 2002), 10 – Кинельский р-н, Красносамарский лес (Бакиев, Файзулин, 2002б; Гаранин и др., 2004), 11 – Хворостянский р-н (Гаранин и др., 2004), 12 – Безенчукский р-н, долина р. Безенчук (Гаранин и др., 2004), 13 – Большеглушицкий р-н, долина р. Б. Иргиз, овр. Вязовый (Гаранин и др., 2004), 14 – Большеглушицкий р-н, долина р. Б. Иргиз, овр. Уральская Глушица (Гаранин и др., 2004), 15 – Большечерниговский р-н, окрестности с. Украинка (Гаранин и др., 2004), 16 – Большечерниговский р-н, окрестности п. Восточный (Гаранин и др., 2004), 17 – Большечерниговский р-н, урочища Бостандык и Грызлы (Бакиев, Файзулин, 2002б; Гаранин и др., 2004)



Рис. 25. Стация восточной степной гадюки (Волжский р-н, окрестности с. Яблоновый Овраг)

По данным Д.В. Магдеева (Магдеев, Бакиев, 1995) летом на землях совхоза «Восточный» (Большечерниговский район Самарской области) плотность вида достигает 30 экз./га, снижаясь в местах выпаса скота до 5. В Похвистневском районе, на территории ПП «Гора Копейка» (260 га), популяция оценена в 300 особей (Горелов, 1996). По данным Д.В. Магдеева и А.И. Дегтярева (2002), относящимся к первой декаде мая 1997–2002 гг., в окрестностях с. Парфеновка Кинельского района плотность в разные годы колебалась от 4 до 18 экз./га, причем численность в 2000 г. (16 экз./га) по сравнению с 1999 г. (5 экз./га) возросла более чем в 3 раза. Согласно же нашим исследованиям, встречаемость весной и осенью даже на локальных участках с максимальной плотностью в Большечерниговском (1995–1996 гг.), Волжском (2009 г.), Кинельском (2000–2009 гг.), Ставропольском (2002 г.) и Сызранском (2005–2007 гг.) районах Самарской области не превышает 3–4 экз./га, а в летние месяцы – 1–2 экз./га.

**Сезонная и суточная активность.** В Самарской области, Большечерниговском и Похвистневском районах, появление степных гадюк наблюдается в первой половине апреля, уход на зимовку приходится на 15–20 сентября (Магдеев, 1995). В Ставропольском районе Самарской области сеголеток был пойман А.Н. Песковым (личное сообщение) 14 сентября 2002 г.

Д.В. Магдеев (1995) утверждает, что на территории Самарской области и Западного Казахстана степная гадюка имеет на протяжении всего сезона (не только весной и осенью, но и в течение всего лета) один пик активности. У «самарских» гадюк он в среднем приходится, по данным Магдеева, на 13 часов. Сообщая такую информацию о Западном Казахстане, этот автор ссылается на работу Окуловой (1981). На самом деле Н.М. Окулова пишет о двух пиках в июне-июле – «максимум активности с 9 до 12 и с 15 до 18 ч.» (с. 93). Однопиковая

летняя активность степной гадюки в Самарской области не подтверждается ни нашими данными, ни данными других исследователей. Так, А.Н. Песков (2003а) приводит данные, согласно которым в Кинельском районе однопиковая в апреле и начале мая встречаемость вида со второй половины мая превращается в двухпиковую.

На суточный цикл активности степных гадюк влияют характер растительности, обеспеченность кормом, температурные факторы, сила и направление ветра, упитанность змей, линька, беременность, эндогенные ритмы (Фомина, 1966; Даниелян, Сатурян, 1977; Павлов, Бакин, 2001; Гаранин и др., 2004; Литвинов, 2005).

**Термобиологические исследования.** Обращаясь к температурным факторам, можно упомянуть, что для наземных рептилий ведущим считается температура субстрата, а не воздуха (Котенко, 1993). Однако по сведениям, которые относятся к ренардовой гадюке в Волжском бассейне (Литвинов, 2004, 2005), ничуть не меньшее и даже большее значение по сравнению с субстратом имеет приземный воздух. Температуру тела змей Н.А. Литвинов измерял в пищеводе, температуру воздуха – на высоте 2–5 см. Литвиновым (2004) для Самарской и Ульяновской областей ( $n=12$ ) приводится выборочное корреляционное отношение температур тела и субстрата  $0,91\pm 0,04$ , тела и приземного воздуха –  $0,99\pm 0,02$ . Для объединенных выборок из Татарстана, Самарской и Ульяновской областей ( $n=70$ ) в этой же публикации приводятся значения  $0,75\pm 0,09$  и  $0,95\pm 0,02$  соответственно. По материалам Литвинова (2005), полученным в Волгоградской и Астраханской областях ( $n=74$ ), значение корреляционного отношения температур тела и поверхности субстрата составило  $0,77\pm 0,06$ , а температур тела и приземного воздуха несколько выше –  $0,82\pm 0,05$ . Показатель силы влияния температуры поверхности субстрата на температуру тела равен 50,14%, а влияния температуры приземного воздуха – 61,90% (Литвинов, 2005). Во всех рассмотренных случаях – с корреляционным отношением и показателем силы влияния – нулевая гипотеза опровергается на уровне 0,1% (Литвинов, 2004, 2005).

А.Н. Песковым (2003а) степные гадюки в Волжском бассейне (Татарстан, Ульяновская, Самарская, Саратовская, Волгоградская и Астраханская области) встречены на субстрате, температура поверхности которого варьировала от +14,5 до +43,5°C, при этом животные имели температуру тела от +22,3 до +32,8°. Самцы и самки статистически достоверно (при 5%-ном уровне значимости) не различались по средним значениям температуры тела в пищеводе ( $26,67\pm 1,773$  и  $29,25\pm 0,914$  соответственно), температуры субстрата, на котором встречены гадюки ( $23,91\pm 3,350$  и  $25,40\pm 4,067$ ), и разницы между температурами тела и субстрата ( $2,76\pm 2,216$  и  $3,85\pm 4,190$ ). Скорее всего, указанное отсутствие достоверных различий обусловлено недостаточной репрезентативностью выборок (7 самцов и 6 самок).

В Спасском районе Татарстана, на островах Куйбышевского водохранилища, не очень благоприятный для обитания степной гадюки температурный режим смягчается зарослями ракитника, которые служат укрытием от высоких дневных температур и постоянных ветров (Павлов, Бакин, 2001). В заповеднике «Приволжская лесостепь» (Пензенская область) в жаркие летние дни гадюки встречались в тени, где температура часто достигала 28–30°C (Павлов, 2001). Для температуры тела в Волжско-Уральском регионе указывается среднее значение 29,7°C (Litvinov, Ganshchuk, 2003). В Западном Казахстане активные гадюки наблюдались в апреле-мае при температуре воздуха 18–31,5°, в июне-июле при 21–28°, в сентябре-октябре – при 14–27°; температура тела активных гадюк варьировала в пределах 25–32°, в среднем равна 29,1° (Окулова, 1981).

Богатый цифровой материал по термобиологии вида в Волжском бассейне (территории Татарстана, Самарской, Ульяновской, Волгоградской и Астраханской областей) приводится в работе Н.А. Литвинова (2004). В ней указывается, что для Самарской и Ульяновской областей ( $n=12$ ) средняя температура (в градусах Цельсия) составила: для субстрата  $27,7\pm 2,18$ , для воздуха  $26,9\pm 2,96$ , для тела  $29,7\pm 0,95$ ; добровольный минимум равен 14,5 (субстрат), 14,2 (воздух), 21,3 (тело), а добровольный максимум 44,8, 43,3, 35,8 соответственно; диапазон оптимальных температур соответствующих параметров находится

в пределах 24,0–39,0, 21,0–29,0, 29,0–35,0. Для объединенных выборок из Татарстана, Самарской и Ульяновской областей ( $n=70$ ) приводятся следующие цифры. Добровольный минимум равен для субстрата 10,8, для приземного воздуха 8,7, а добровольный максимум 43,5 и 32,6 соответственно. Диапазон оптимальных температур определяется интервалами 15,0–28,0, 18,0–27,0, 25,0–29,0. Согласно экспериментальным данным ( $n=3$ ), тепловой шок наступает при 47,6° в камере термостата, а смерть при 49,0°. В процессе нагревания от начальной температуры 22,0° в течение двух часов первое беспокойство гадюки проявляют при 39,7°, агония отмечена при 47,6°. При температурном шоке и последующей смерти температура в пищеводе равна 41,0°, на поверхности тела 46,0° (Литвинов, 2004).

**Размножение.** Согласно данным из различных регионов, половая зрелость у степной гадюки наступает в двух- или трехлетнем возрасте (Чернов, 1950; Богданов, 1965; Котенко, 1981) при длине тела 295 мм и более (Брушко, Фомина, 1970; Котенко, 1981; Окулова, 1981; Тertyшников, 2002). На севере Нижнего Поволжья степные гадюки достигают размеров половозрелых особей перед третьей зимовкой, а после нее, по-видимому, способны включаться в размножение (Табачишина и др., 2003).

Предполагается, что гадюки *ursinii* комплекса принадлежат к группе с типом половой стратегии (Saint Girons, 1976; Nilson et al., 1999), свойственной для *V. aspis* («*aspis*» тип), при котором развитие мужских половых продуктов начинается уже летом с достижением максимально возможной зрелости за сезон в осеннее время. При этом основной период сперматоцитогенеза и спермиогенеза протекает в течение лета-осени, и к окончанию сезона активности у самцов могут обнаруживаться зрелые половые продукты. Данный тип половой стратегии в целом характерен для гадюк, обитающих в областях с достаточно мягким и ровным умеренным климатом. Нильсон и Андрен (Nilson, André, 2001), выделившие в качестве вида *V. renardi*, рассматривают возможность существования у него иных репродуктивных механизмов. В более суровых условиях у гадюк в ходе эволюции развился «*berus*» тип половой стратегии, характеризующийся временным разрывом (период зимовки) между сперматоцитогенезом и спермиогенезом, и окончательное созревание половых продуктов наступает непосредственно перед началом весеннего спаривания (Nilson, 1980; Höggren, 1995). Из имеющихся в литературе данных остается неясным, какой тип половой стратегии присущ *V. r. renardi* и другим подвидам ренардовой гадюки.

Исследования, данные которых можно трактовать в пользу «*aspis*» стратегии у ренардовой гадюки, проводилось как в естественных условиях (Брушко, Фомина, 1970), так и в искусственных (Островских, 2002, 2003). В Казахстане, в Чу-Илийском междуречье перед уходом гадюк на зимовку вес семенников превышает апрельский. Спаривание начинается с конца марта и длится до середины мая. В июне-июле сперматогенез прекращается. Формирование гамет в августе-октябре вызывает осеннее увеличение веса семенников. Спермии способны сохраняться в семенных канальцах в течение всей зимы (Брушко, Фомина, 1970). С.В. Островских (2002, 2003), занимающийся исследованием вида на Северно-Западном Кавказе, при проведении экспериментов в условиях террариума пришел к выводу, что холодовая стимуляция не является обязательной при размножении ренардовых гадюк. Потомство в неволе было получено от особей, отловленных из природы в последней декаде октября и содержавшихся 6–8 дней без света при температуре 16–20°. Затем змей перевели в террариум с обогревом (22–28°) и 12-ти часовым фотопериодом. Уже в начале ноября эти гадюки спаривались, а в феврале принесли потомство. Однако от экземпляров, которые были пойманы осенью и сразу помещены в вольер комнаты искусственного климата с температурой 24–26° днем и 16–26° ночью, потомства получить не удалось. По мнению Островских, достаточным условием инициации полового поведения вида может служить изменение светового режима. Наблюдаемое в террариуме осеннее спаривание ренардовых гадюк позволяет предположить его возможность и в природе при соответствующих погодных условиях, как это отмечено (Trutnau u. a., 2005) у *V. aspis*.

В Самарской области спариваться ренардовые гадюки начинают, вероятно, не ранее конца апреля (Магдеев, 1995; Песков 2003а). По данным А.В. Павлова (2003), у степной

гадюки на о. Спасск в Татарстане начало спаривания связано с полным стаиванием снега; наиболее раннее стаивание отмечено в последних числах марта, наиболее позднее – в конце третьей декады апреля; в это время начинается выход змей из зимних убежищ; через 15–20 дней после появления на поверхности первых гадюк начинается период спаривания, длящийся 7–10 дней. И.Е. Табачишина и соавторы (2002) сообщают, что на севере Нижнего Поволжья спаривание отмечается через 2–3 недели после выхода с зимовки, в это время встречаются «клубки» из 3–8 особей.

В «спасской» популяции из Татарстана доля фертильных, но не оплодотворенных самок ( $L.>400$  мм) составляет 17–25% (Павлов, 2003). На Украине, в Сивашах (о. Куют-Тук), по данным Ю.В. Кармышева (2002), не все половозрелые самки спариваются ежегодно: в спаривании не участвуют до 11% из них. Следует заметить, что в отдельных случаях спаривание не приводит к беременности: например, одна – из 5 отловленных на Северо-Западном Кавказе, перезимовавших в искусственных условиях и спаривавшихся в террариуме – самка не принесла потомства (Островских, 2002, 2003).

Зародыши развиваются не во всех яйцах, вышедших в яйцевод (Бердибаева, 1981). Вероятно, имеется плацентарная связь зародышей со стенками яйцевода матери (Банников, Дроздов, 1969, 1985).

Количество эмбрионов у беременной самки или новорожденных в одном помете, по данным из Среднего Поволжья (Башкиров, 1929; Гаранин, 1983, 1995в; Магдеев, Дегтярев, 2002; Песков, 2003а; Гаранин и др., 2004; Павлов, Ермаков, 2005; Бакиев, 2008), варьирует от 3 до 19. При вскрытии 5 самок, отловленных в саратовском Правобережье в конце мая – начале июня, обнаружено по 10–14 яиц размером 9,4–14,3×12,2–18,3 мм, в среднем 11,7±0,13×15,9±0,19 мм (Табачишина и др., 2002).

Ренардова гадюка является яйцеживородящим видом. Рождение детенышей в Волжском бассейне происходит с конца июля до середины сентября (Чернов, 1954; Гаранин, 1983; Магдеев, Дегтярев, 2002; Павлов, 2003; Песков, 2003а; Табачишина и др., 2003; Павлов, Ермаков, 2005). В Саратовской области беременность длится около 100 суток (Шляхтин и др., 2006б).

По литературным данным (Магдеев, Дегтярев, 2002), длина туловища ( $L.$ ) новорожденных, которые получены в неволе от производителей из Самарской области, варьирует от 150 до 210 мм, при длине 150–170 мм масса составляет 2,3–2,7, а при 180–210 мм – 4,4–4,5 г. В 2005 г. в ИЭВБ РАН нами содержались беременная самка ( $L.=450$  мм), которая была поймана 14 августа в Ставропольском районе Самарской области, на правом берегу Волги, в с. Климовка. У нее 7–8 сентября родились 2 живых детеныша ( $L.$  142, 145 мм, масса 2,8, 3,2 г) и 2 мертвых (одинаковой длины  $L.=138$  мм, масса 3,6 и 4,0 г). С учетом этих данных пределы варьирования длины ( $L.$ ) родившихся живыми гадюк Ренарда в Самарской области составят 142–210 мм.

**Линька.** По сведениям из Казахстана (Параскив, 1956), первый раз степная гадюка линяет спустя 10–20 минут после рождения, а через 10–12 дней – вторично. По данным, полученным на Северо-Западном Кавказе (Островских, 2003), новорожденные линяют в течение 1,5 часа, а самая ранняя постэмбриональная линька отмечена через 29 мин. после рождения.

Взрослые линяют не менее 2–3 раз за сезон, молодые – чаще. А.В. Павлов (2003) сообщает о линьке степной гадюки в Татарстане, на островах Спасского архипелага, следующую информацию. Весной змеи, находящиеся на различных стадиях линьки, встречаются с двадцатых чисел апреля по начало июня; следующая «смена кожи» начинается 19–25 июля, с этого момента линяющих особей можно наблюдать в последующие 2 месяца. Нами 10 июня 2006 г. на о. Спасский встречен половозрелый самец с признаками приближающейся линьки (мутные глаза). В Ульяновской области у взрослых особей отмечено 3 линьки: в апреле-мае, июле-августе, в конце августа – начале сентября (Кривошеев и др., 2001). В.А. Линдгольм (Lindholm, 1902) пишет, что в течение лета в Каргалинской степи *Vipera renardi* линяет до 4–5 раз. В.Л. Десятков (1977) отмечает, что в

неволе две особи данного вида при одинаковом содержании и кормлении линяли очень синхронно: с сентября 1973 г. по январь 1974 г. интервалы между линьками у одной были в среднем 26 дней, у другой 25,2 дня (6 линек). «В условиях Северо-Западного Кавказа половозрелые самки наиболее активно линяют в период с мая по август. Линька половозрелых самцов имеет 2 пика – в марте-апреле и в сентябре. Неповозрелые особи линяют равномерно в течение всего периода активности. Общая продолжительность процесса линьки и ее отдельных стадий зависит от температурных условий среды и индивидуальных особенностей змей. В условиях неволи змей, в ходе сезона активности, линяли ежемесячно, и большинство особей имело не менее 5–6, а некоторые – по 7–9 линек. Процесс линьки длится от 7 до 16 суток (чаще 7–10), а продолжительность отдельных стадий линьки варьирует от 1 до 6 суток. Непосредственно линька длится 12–45 мин.» (Островских, 2003, с. 10–11). Степные гадюки сбрасывают старые покровы при температуре не ниже 15° и относительной влажности не ниже 35% (Банников, Дроздов, 1969).

И.В. Шуршина и А.А. Поклонцева (2009) проводили наблюдения в серпентарии ИЭВБ РАН за степными гадюками, отловленными в Республике Татарстан, Оренбургской и Самарской областях ( $n=4$ ) и их потомством, полученном в условиях неволи ( $n=6$ ). Авторы пишут, что выявлены последовательные стадии линьки, отмеченные ранее (Лада, 1981) у обыкновенной гадюки: помутнение брюшных и подхвостовых щитков, помутнение глаз, прояснение брюшных и подхвостовых щитков, прояснение глаз, собственно линька. Уточняется, что у сеголетков степной гадюки в отдельных случаях прояснение брюшных и подхвостовых щитков может проходить практически одновременно с прояснением глаз.

**Продолжительность жизни** в природе змей данного вида достигает 7–8 лет (Банников, Дроздов, 1969; Банников и др., 1977; Alekperov, 1982, цит. по: Joger, Dely, 2005). В неволе они живут до 8 лет (О.В. Кукушкин, личное сообщение).

**Питание.** По нашим данным, рацион ренардовой гадюки в Самарской области включает полевков, прытких ящериц и прямокрылых насекомых (табл. 32).

Таблица 32

Содержание желудков обыкновенных гадюк из Самарской области

Пищевые объекты	Количество желудков		Количество экземпляров	
	абс.	%	абс.	%
прямокрылые насекомые Orthoptera (ближе неопределенные остатки)	2	15,4	3	21,4
прыткая ящерица <i>Lacerta agilis</i>	3	23,1	3	21,4
полевка рыжая <i>Clethrionomys glareolus</i>	4	30,7	4	28,6
полевка серая <i>Microtus arvalis</i>	2	15,4	2	14,3
полевки Microtinae (ближе неопределенные остатки)	2	15,4	2	14,3
Всего	13	100,0	14	100,0

В отношении объектов питания восточная степная гадюка – довольно пластичный вид. В неволе степные гадюки из Самарской области охотно едят размороженную кильку (Магдеев, Дегтярев, 2002). На территории Красносамарского лесничества (Кинельский район Самарской области) в питании гадюк отмечены не только прыткие ящерицы, серые и рыжие полевки, но и малек золотого карася, остромордые лягушки, веретеница, обыкновенный уж, птенцы (Маньковский, 1980; Песков, 2003а). В.А. Кривошеев (личное сообщение) 26 июня 2003 г. в Старокулаткинском районе Ульяновской области, около Золотой горы, методом пальпации исследовал содержимое желудков у 2 взрослых особей (самец и самка). Из желудка самца извлечен обыкновенный хомяк, у самки обнаружены полевка обыкновенная и прыткая ящерица. В июле 2003 г. в Радищевском районе Ульяновской области Кривошеевым отмечены – в желудках 4 молодых экземпляров – 2 серых кузнечика, прус итальянский, 4 личинки голубокрылых и трескучих кобылок. У восточной границы бассейна Средней

Волги, в Каргалинской степи, в желудках взрослых гадюк Ренарда отмечены полевки и мыши, однажды землеройка (*Sorex*), у полувзрослых – только прыткие ящерицы (Lindholm, 1902). В.А. Хлебников (1924) сообщает, что ренардова гадюка в Астраханском крае питается насекомыми, лягушками, ящерицами, мелкими грызунами и птенцами. Нами весной 2009 г. в Красноярском районе Астраханской области, между ст. Досанг и пос. Комсомольский, в желудках степных гадюк отмечены только тарантулы, а летом и осенью – только прямокрылые насекомые и разноцветные ящурки. На территории Татарии, в Крестьянском лесу, расположенном в 4–5 км к северу от г. Спасск [ныне Крестьянский лес почти полностью затоплен Куйбышевским водохранилищем. – *Примечание наше*], питается «степная гадюка гл. обр. грызунами, (один случай – землеройка), иногда попадаются насекомые» и птенцы (Башкиров, 1929, с. 143). Согласно более поздним данным (Павлов, Бакин, 2001), в Татарстане на о. Спасск, возникшем после создания Куйбышевского водохранилища, прямокрылые составляют более 40% в питании степных гадюк, причем личинки прямокрылых – основная пища особей в возрасте до 3 лет. Нами на этом острове 10–11 июня 2006 г. исследовано методом пальпации содержимое желудков 14 гадюк (1 самец, 8 беременных самок, 5 особей возрастом до 2 лет): у 5 самок в желудках обнаружено по одной полевке, у одной ювенильной особи – остатки насекомых, желудки других змей были пустыми. По-видимому, ренардовыми гадюками поедается падаль: 11 июня 2006 г. из желудка беременной самки нами извлечена полевка с многочисленными яйцами мух на шерсти. Здесь же 22 июля 2006 г. мы обследовали 7 пойманных змей (1 самец, 5 взрослых самок – в том числе 3 беременные – и 1 годовик). В желудках самца и трех самок находилось по одной полевке, в желудке годовика – крупное прямокрылое насекомое, желудки двух беременных самок оказались без пищи. В Пензенской области – у 14 экземпляров из 20 – в желудках отмечены серые полевки, а у одного – прыткая ящерица (Павлов, 2001). В Саратовской области основой рациона весной являются мышевидные грызуны, доля которых к началу лета уменьшается: в пище встречается прыткая ящерица и разноцветная ящурка – 33,4%, прямокрылые – 58,6%. В середине лета прямокрылых в пище еще больше – 66,8%. В августе в рационе преобладают прямокрылые, в незначительной степени присутствуют грызуны, пресмыкающиеся и земноводные. Примерно такая же картина наблюдается и в осенний период (Шляхтин и др., 2005б). В статье Г.С. Маркова и соавторов (1969) приводятся данные о питании степной гадюки в Волгоградской области по содержимому 6 желудков: в 4 желудках обнаружено 5 особей мышевидных грызунов, в двух – 4 экземпляра прямокрылых. В Калмыкии степные гадюки питаются преимущественно насекомыми, поедая кроме того прытких ящериц (7,9% встречаемости), разноцветных ящурок (18,4%), домовых мышей (13,2%), обыкновенных полевков (5,3%) и птиц (5,3%) (Киреев, 1982). Ренардовы гадюки потребляют насекомых, относящихся не только к отряду прямокрылых: например, на юге Уральской области Западно-Казахстанского края в питании отмечены чешуекрылые – гусеницы озимой совки (Окулова, 1981), а в Чу-Илийском междуречье, в окрестностях ст. Отар, т.е. на границе Алма-Атинской и Джамбульской областей Казахстана, – 2 вида богомоловых (Богданов, 1968). В Казахстане рацион включает жуков и паукообразных (Параскив, 1956). В желудочно-кишечном тракте особей из Ставропольского края обнаружены тараканы, богомолы, жуки, а также многоножки (Тертышников, Высотин, 1987). По данным из Украины, на черноморском о. Орлов в период гнездования птиц степные гадюки питаются яйцами (Щербак, 1966) и птенцами чаек, утиных и куликов, в остальное время года – обыкновенной полевкой и прыткой ящерицей (Котенко, 1981). В Черноморском заповеднике, в прореженных светлых колках, окруженных степью и расположенных далеко от воды, отмечены случаи поедания яиц и птенцов обыкновенного скворца (Ардамацкая, 1960).

По наблюдениям в Татарстане, змеи, участвующие в размножении, как правило, не питаются до окончания брачного периода; самки начинают питаться раньше самцов; молодые змеи при достаточных для пищевой активности условиях приступают к охоте практически сразу после выхода из зимних убежищ (Гаранин и др., 2004). Летом в Калмыкии

степные гадюки охотятся иногда ночью (Киреев, 1983). В связи с ночной охотой можно заметить, что в питании степной гадюки важную роль играют полевки рыжая *Clethrionomys glareolus* и серая *Microtus arvalis*. Это – грызуны, которые имеют полифазную активность с пиками, приходящимися на сумеречные часы.

Если в районе охоты гадюк обитают ящерицы и прямокрылые, то предпочтение отдается ящерицам (Чернов, 1954; Смирновский, 1963). В неволе степные гадюки охотнее схватывают саранчевых, чем грызунов. В один прием гадюка заглатывает 3–4 экземпляра саранчи и переваривает их за 30–48 часов. Без пищи, принимая лишь воду, эти змеи способны жить несколько месяцев (Параскив, 1956).

По данным из Ставропольского края, масса потребляемой в сутки пищи варьирует от 1,8 до 12 г (Тертышников, Высотин, 1987). Опытным путем установлено, что в течение недели одна взрослая особь принимает 1–2 раза пищу общей массой до 30 г, в среднем 4 г/сутки (Тертышников, 2002).

**Паразиты.** У двух гадюк Ренарда из окрестностей с. Хрящевка Ставропольского района Самарской области отмечено 4 видов гельминтов: трематоды – *Strigea strigis* (Schrank, 1788), larvae, *Alaria alata* (Goeze, 1782), larvae; нематоды – *Rhabdias fuscovenosus* (Railliet, 1899) и *Physaloptera clausa* (Rudolphi, 1819), larvae (Кириллов и др., 2003а). Данные о локализации паразитов, количестве зараженных ими змей, интенсивностью заражения и индексом обилия гельминтов представлены в табл. 33.

Таблица 33

Зараженность гельминтами двух гадюк Ренарда  
из окрестностей с. Хрящевка Ставропольского района Самарской области  
(по: Кириллов и др., 2003а; А.А. Кириллов, личное сообщение)

Гельминт	Локализация	Количество зараженных змей	Интенсивность заражения (экз.)	Индекс обилия гельминтов (экз.)
<i>Strigea strigis</i> , larvae	брыжейка, полость тела	1	2	1
<i>Alaria alata</i> , larvae	жировая ткань, полость тела	2	2	2
<i>Rhabdias fuscovenosus</i>	легкие	1	2	1
<i>Physaloptera clausa</i> , larvae	слизистая кишка	1	2	1

**Хищники.** М.С. Горелов (1992) отмечает у степной гадюки, населяющую Самарскую область, «обилие естественных врагов: лунь, коршун, степной орел, ворона, лисица, степной хорь, еж, барсук» (с. 153). В Волжском районе, около с. Яблоновый Овраг, И.С. Павлов (личное сообщение) наблюдал луня полевого *Circus cyaneus*, державшего в когтях степную гадюку.

В сводке А.Г. Бакиева (2007) к потребителям ренардовой гадюки отнесены следующие обитающие в Самарской области позвоночные, включая домашние виды животных: 1 вид пресмыкающихся – обыкновенная медянка *Coronella austriaca*; 14 видов птиц – дрофа *Otis tarda*, цапля серая *Ardea cinerea*, лунь полевой *Circus cyaneus*, лунь луговой *C. pygargus*, лунь болотный *C. aeruginosus*, коршун черный *Milvus migrans*, орел степной *Aquila nipalensis*, подорлик большой *Aquila clanga*, орел-карлик *Hieraetus pennatus*, сарыч *Buteo buteo*, змея *Circaetus gallicus*, пустельга *Cerchneis tinnunculus*, скопа *Pandion haliaetus*, сыч домовый *Athene noctua*; 11 видов млекопитающих – еж белогрудый *Erinaceus concolor*, еж ушастый *Hemiechinus auritus*, собака домашняя *Canis familiaris*, лисица *Vulpes vulpes*, корсак *Vulpes corsac*, енотовидная собака *Nyctereutini procyonoides*, хорь лесной

*Mustela putorius*, хорь степной *Mustela eversmanni*, барсук *Meles meles*, кошка домашняя *Felis silvestris*, кабан *Sus scrofa*.

**Защитное поведение** сходно с обыкновенной гадюкой, но имитация смерти не отмечена. При встрече с человеком стремится скрыться. С.А. Чернов (1950) пишет, что убежищами ренардовой гадюке «служат, главным образом, нежилые норы грызунов, но прячется она и в различного рода трещины, под глыбы отвалившейся земли, в стогах и т. д.» (с. 146). Ренардова гадюка «кусается только тогда, когда ей угрожает опасность (если неожиданно для змеи наступить на нее или схватить ее рукой)» (Чернов, 1954, с. 153). Известен случай, произошедший в Самарской области, когда пойманную ренардову гадюку более часа держали в руках несколько людей, находясь в одном автомобиле. Эти люди в ходе автомобильной поездки передавали змею друг другу. Только после этого гадюка нанесла человеку укус в руку.

**Укусы гадюками людей и домашних животных.** Считается, что степная гадюка менее опасна для человека по сравнению с обыкновенной гадюкой (Терентьев, Чернов, 1949; Банников, Дроздов, 1969). Ядовитые зубы у восточной степной гадюки меньших размеров, чем у обыкновенной, ее индивидуальная ядопродуктивность, как правило, ниже, а токсичность яда значительно слабее. Этими причинами можно объяснить то, что случаи смерти людей от укусов степными гадюками в Самарской области, по-видимому, не происходили. Изредка от укусов погибают лошади и мелкий рогатый скот (Банников, Дроздов, 1969). Нам известны произошедшие в Волгоградской и Саратовской областях случаи гибели собак в результате укусов ренардовыми гадюками.

См. также раздел «Укусы гадюками людей» в видовом очерке 2.5 «Обыкновенная гадюка».

**Клиническая картина.** Симптомы при укусе примерно такие же, как в случаях с обыкновенной гадюкой. «В месте укуса сильная боль, гиперемия, отек, распространяющийся далеко за пределы места укуса. На месте геморрагических пузырей могут образовываться некротические участки. Наблюдается сонливость, головокружение, тошнота, сердцебиение, снижение температуры тела. В моче следы крови» (Орлов и др., 1990, с. 112).

**Состав и механизм действия яда.** В яде обнаружены ферменты: фосфолипаза А<sub>2</sub>, 5'-нуклеотидаза, фосфодиэстераза, неспецифическая щелочная фосфомоноэстераза, оксидаза L-аминокислот, протеиназы, в том числе с кининогеназной активностью, фактор роста нервов и др. (Орлов и др., 1990). Результатом действия энзиматической составляющей ядовитого секрета степных гадюк являются местное повреждение тканей, геморрагические отеки и некрозы, т.е. механизм действия ядовитого секрета схож с таковым при укусах обыкновенной гадюки.

Экспериментальных данных о биохимических свойствах ядовитого секрета степной гадюки из Самарской области и Волжского бассейна в целом до недавнего времени не было по той причине, что ранее этими вопросами никто не занимался. Поэтому в данном разделе представлены в основном лишь первые предварительные данные о некоторых биохимических свойствах яда степных гадюк из популяций Самарской области и Волжского бассейна, которые уже были частично опубликованы нами (Бакиев и др., 2008а; Шуршина, 2009; Шуршина и др., 2009).

**Токсичность.** Среднесмертельная доза (ЛД<sub>50</sub>) яда степной гадюки, определенная на мышах при внутривенном введении, составляет 0,77 мг/кг (Орлов и др., 1990). По нашим данным, ЛД<sub>50</sub> яда степной гадюки, встречающейся в Самарской области, составляет 9,8±0,95 мг/кг. Разница в приведенных значениях ЛД<sub>50</sub> объясняется способом введения яда – в первом случае яд вводили внутривенно, а мы проводили инъекции мышам подкожно. Абсолютно смертельная доза для мышей при подкожном введении указана Б.Н. Орловым и соавторами (1990) как 10,0 мг/кг, а в наших экспериментах при введении такой дозы яда погибала лишь половина экспериментальных животных. Добавим, что Временная фармакопейная статья на сухой яд степной гадюки указывает, что он должен иметь величину ЛД<sub>50</sub> при введении

подкожно не более 7,5 мг/кг (Яд гадюки степной..., 1998). Таким образом, ЛД<sub>50</sub> яда ренардовой гадюки из Самарской области превышает данное ограничение.

Сравнение результатов токсикометрии ядовитого секрета двух видов гадюк говорит о том, для достижения одинакового токсического эффекта необходимо в 2–3 раза больше яда степной гадюки, чем обыкновенной (напомним, что ЛД<sub>50</sub> яда обыкновенных гадюк из Самарской области при подкожном введении определена нами как 3,9±0,52 мг/кг).

**Протеолитическая активность.** Активность протеолитических ферментов мы определяли стандартным методом (Murata et al., 1963) сначала в «объединенных» образцах, позднее – в «индивидуальных». В табл. 34 представлены результаты определения активности протеаз «объединенных» образцов яда восточных степных гадюк из разных районов Волжского бассейна, включая Самарскую область и типовую территорию данного вида (Красноярский район Волгоградской области, ранее окрестности немецкой колонии Сарепта). Как указывалось выше, ренардова гадюка в Самарской области (и Волжском бассейне) представлена двумя подвидами – номинативным подвидом *Vipera renardi renardi* и гадюкой Башкирова *V. r. bashkirovi*. Подвидовая форма *V. r. bashkirovi* в наших экспериментах была представлена образцами ядовитого секрета гадюк, обитающих в Красносамарском лесничестве (Кинельский район Самарской области) и на о. Спасский (Спасский район Республики Татарстан). Остальные «объединенные» образцы относились к номинативной форме *V. r. renardi*.

Таблица 34

Активность протеолитических ферментов в «объединенных» образцах яда восточной степной гадюки

Места отлова	Протеолитическая активность, мкг тирозина/мг белка в мин		
	<i>M±m</i>	<i>lim</i>	<i>n</i>
Самарская обл., Красносамарское лесничество, светлая форма	60,8±2,67	52,6–72,3	8
Республика Татарстан, Спасский р-н, светлая форма	66,8±2,14	60,6–73,9	6
Волгоградская обл., Красноярский р-н	73,1±2,95	57,7–84,0	10
Астраханская обл., Красноярский р-н	79,3±2,78	67,3–86,5	6
Самарская обл., Красносамарское лесничество, темная форма	83,9±3,83	70,3–102,0	9
Республика Татарстан, Спасский р-н, темная форма	87,9±4,96	64,8–99,3	6
Ульяновская обл., окр.с. Вязовка	92,5±3,33	82,2–102,4	7

Как видно из табл. 34, протеолитическая активность в «объединенных» образцах варьирует в пределах 52,6–102,4 мкг тирозина/мг белка в мин. При сравнении средних значений активности протеолитических ферментов наблюдаются некоторые различия. Самые низкие средние значения протеаз отмечены в образцах яда от гадюк Башкирова светлой формы (Самарская область и Республика Татарстан). Любопытно, что черная форма данного подвида имеет более высокие средние значения протеолитической активности по сравнению со светлой формой ( $P < 0,05$ ). Чем обусловлены подвидовые и внутривидовые различия, пока неясно. Дальнейшее изучение таких различий в активности протеаз нам представляется интересным и перспективным.

Более корректное сравнение средних величин протеолитической активности (табл. 35), проведенное на «индивидуальных» образцах ядовитого секрета, также свидетельствует о достоверных различиях между популяциями. В частности, сравнение ядовитого секрета гадюк из Самарской области с таковым гадюк из Ульяновской области показывает статистически значимые различия между средними значениями протеолитической

активности ( $t_{\phi}=2,65$ ,  $P<0,05$ ). Средние значения активности протеаз в ядах гадюк из Волгоградской и Ульяновской областей также достоверно различаются ( $t_{\phi}=2,68$ ,  $P<0,05$ ). А у средних значений активности протеаз яда гадюк из Самарской и Астраханской областей не выявлено статистически значимых отличий ( $P>0,05$ ). Эти результаты говорят о том, что на территории Волжского бассейна у восточных степных гадюк (так же, как и у обыкновенных) обнаруживаются межпопуляционные отличия в свойствах ядовитого секрета. Исследованные популяции по активности протеаз яда можно разделить на 3 группы. Первая группа – это ренардовы гадюки из Волгоградской области с максимальным уровнем активности протеаз, вторая группа – гадюки из Ульяновской области со средними значениями протеолитической активности, третья – из Астраханской и Самарской областей с минимальными значениями. Вполне возможно, что в дальнейших экспериментах – с увеличением объема и географии выборок – картина может измениться.

Таблица 35

Активность протеолитических ферментов в «индивидуальных» образцах яда восточной степной гадюки

Места отлова	Протеолитическая активность, мкг тирозина/мг белка в мин			Cv, %
	<i>M±m</i>	<i>lim</i>	<i>n</i>	
Самарская обл, окр. с. Яблоновый овраг	84,7±4,51	69,7–103,1	8	15,1
Астраханская обл., Красноярский р-н	89,5±2,86	59,1–147,2	39	19,9
Ульяновская обл., окр.с. Вязовка	101,1±3,83	85,8–113,9	6	9,3
Волгоградская обл., Красноярский р-н	117,2±3,29	112,1–123,4	3	4,9

К вышеизложенному добавим, что в популяциях гадюки Башкирова с территории Республики Татарстан иногда встречаются особи с некоторыми морфологическими признаками обыкновенной гадюки (А.В. Павлов, личное сообщение), яд которых по уровню активности ферментов напоминает ядовитый секрет обыкновенной гадюки. Пока можно привести лишь наши предварительные данные, полученные при анализе ядовитого секрета 2 самок гадюки Башкирова и 10 годовалых гадюк из их потомства. Средняя активность протеолитических ферментов в образцах составила 50,4±6,26 мкг тирозина/мг белка в мин при лимитах 11,9–83,1 ( $n=12$ ,  $Cv=43,0\%$ ). Отличия от всех других рассматриваемых популяций в активности протеаз оказываются статистически значимыми ( $P<0,01$ ). Однако в данном случае интереснее рассматривать не средние значения, а связь активности протеаз с морфологическими параметрами особей, среди которых встречаются гадюки с крайне низкими значениями активности протеаз, характерными для яда не ренардовой, а обыкновенной гадюки.

**Активность оксидазы L-аминокислот.** Как уже обсуждалось выше, активность оксидазы L-аминокислот яда ряда видов змей связана с интенсивностью желтой окраски яда – чем желтее окраска ядовитого секрета, тем выше активность фермента, а в бесцветных образцах его активность близка к нулю. Это подтверждают и наши, приведенные выше, материалы по яду обыкновенной гадюки. По предварительным данным, такая же тенденция выявляется и для яда восточной степной гадюки.

Определение активности данного фермента мы проводили по стандартной методике на «объединенных» образцах ядовитого секрета восточной степной гадюки (табл. 36).

Уровень активности оксидазы L-аминокислот в яде гадюк изменяется в визуально различимых цветовых вариациях ядовитого секрета. Так, яд гадюк Башкирова, обитающих на о. Спасский (Республика Татарстан), был желтого цвета, а таковой гадюк Башкирова из Самарской области – бесцветный. При этом активность оксидазы L-аминокислот в этих «объединенных» образцах из Татарстана равна 14,5 и 8,4 Е/мг белка в мин (гадюки

соответственно светлой и темной форм), а в образцах из Самарской области – 1,0 и 0,5 (соответственно темная и светлая формы).

Гадюки номинативного подвида из Волгоградской и Астраханской областей продуцируют ядовитый секрет желтого цвета, а гадюки из Самарской и Ульяновской областей – бесцветный. Здесь уровень активности фермента также отражает существующие различия в цвете ядовитого секрета (см. табл. 36). Активность оксидазы *L*-аминокислот в образцах яда разного цвета даже не перекрывается: для образцов желтого цвета лимиты значений определены как 4,1–15,6 Е/мг белка в мин, а для бесцветного яда они составляют 0,1–1,7.

Таблица 36

Активность оксидазы *L*-аминокислот в «объединенных» образцах яда разного цвета восточной степной гадюки

Места отлова	Цвет яда	Активность оксидазы <i>L</i> -аминокислот, Е/мг белка в мин		
		$M \pm m$	<i>lim</i>	<i>n</i>
Самарская обл., Красносамарское лесничество, светлая форма	бесцветный	0,5±0,25	0,1–1,0	3
Ульяновская обл., окр. с. Вязовка	бесцветный	1,0±0,37	0,3–1,4	3
Самарская обл., Красносамарское лесничество, темная форма	бесцветный	1,0±0,42	0,2–1,7	3
Астраханская обл., Красноярский р-н	желтый	5,6±1,28	4,1–8,1	3
Республика Татарстан, Спасский р-н, темная форма	желтый	8,4±1,44	6,9–9,8	2
Волгоградская обл., Красноярский р-н	желтый	13,8±0,63	12,8–14,9	3
Республика Татарстан, Спасский р-н, светлая форма	желтый	14,5±0,67	13,3–15,6	3

Для популяции гадюк из Астраханской области (Красноярский район, окрестности ст. Досанг) мы имеем возможность сравнить средние величины активности оксидазы *L*-аминокислот, определенные в «объединенном» и «индивидуальных» образцах ядовитого секрета. В «объединенном» образце среднее значение активности составляет 5,6±1,28 Е/мг белка в мин (*lim* 4,1–8,1, *n*=3), тогда как усредненная величина активности в «индивидуальных» образцах определена нами как 4,2±0,55 Е/мг белка в мин (*lim* 0,0–14,5, *n*=39). Различия в средних величинах не имеют статистически значимых различий ( $P > 0,05$ ), что, возможно обусловлено недостаточной репрезентативностью первой выборки, но лимиты активностей существенно отличаются, а размах вариации в «индивидуальных» образцах почти в 4 раза выше.

Таким образом, как и у обыкновенной гадюки, ферментативные активности яда восточной степной гадюки из разных популяций и разной внутривидовой принадлежности имеют некоторые различия. Вполне возможно, что встречающиеся на территории Волжского бассейна подвиды *V. r. renardi* и *V. r. bashkirovi* отличаются не только по морфологическим и экологическим признакам, но и по свойствам ядовитого секрета, что требует более детального исследования. Наши предварительные данные вызывают сомнения в

высказываниях Я.Д. Давлятова (1981, 1985) о том, что разные популяции степной гадюки не различаются по ферментативной активности яда.

**Полипептидный состав ядовитого секрета.** Собранные в разных популяциях «объединенные» образцы ядовитого секрета ренардовой гадюки позволили нам проанализировать их пептидный состав с помощью метода электрофореза в пластинах полиакриламидного геля (рис. 26). На электрофореграмме представлен анализ образцов яда гадюк не только из разных популяций, но и образцов, полученных от разных подвидов. В частности, образцы 1–5 получены от гадюк номинативного подвида *V. r. renardi* [образец 1 собран от гадюк, обитающих в Красноярском районе Волгоградской области (типичная территория ренардовой гадюки)], образцы 6–8 – от гадюк Башкирова *V. r. bashkirovi* [образец 8 собран от гадюк, обитающих в Татарстане на о. Спасский (типичная территория гадюки Башкирова)].

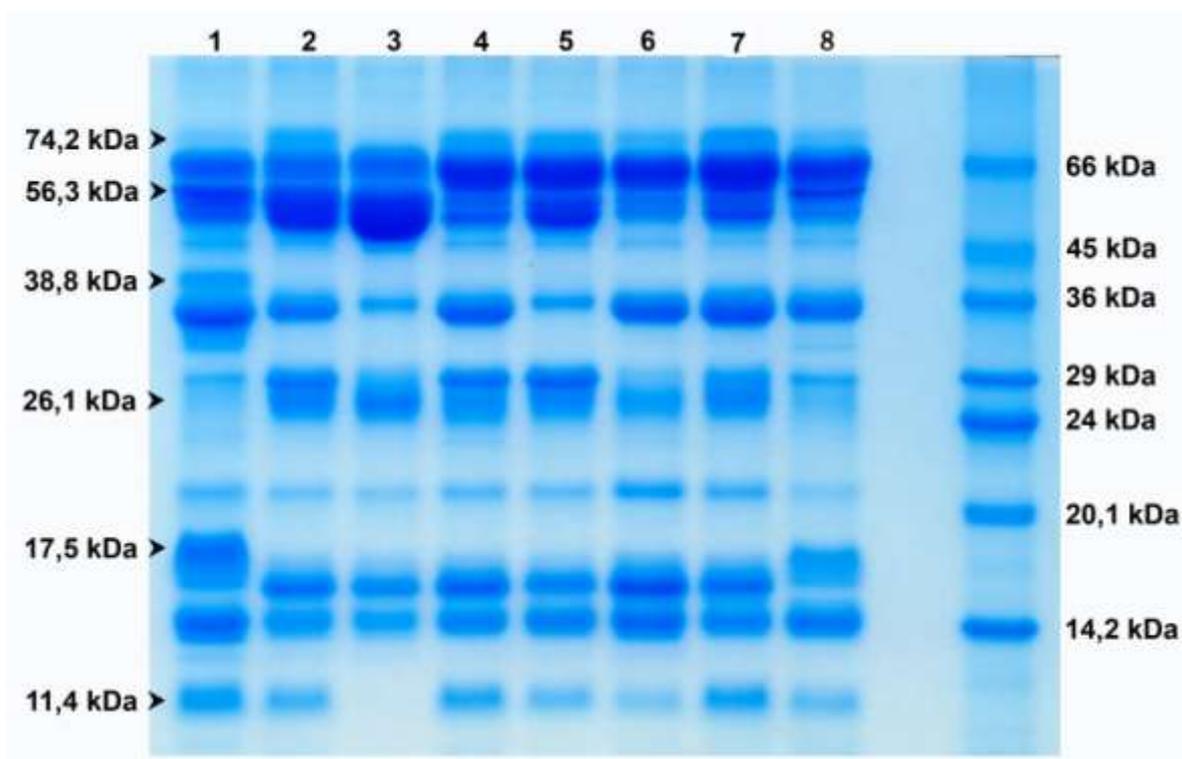


Рис. 26. Картина электрофоретического разделения пептидов ядовитого секрета *Vipera renardi* из разных популяций: 1 – Волгоградская обл.; 2 – Астраханская обл., Енотаевский р-н; 3 – Астраханская обл., Красноярский р-н; 4 – Ульяновская обл.; 5 – Самарская обл., Шигонский р-н; 6 – Самарская обл., Кинельский р-н, Красносамарское лесничество, светлая форма; 7 – Самарская обл., Кинельский р-н, Красносамарское лесничество, темная форма; 8 – Республика Татарстан, Спасский р-н. В правой колонке указаны молекулярные массы маркерных белков

Анализ электрофореграммы позволяет сделать ряд выводов.

1. Сравнение образцов 1–5, относящихся к номинативному подвиду, говорит о межпопуляционной изменчивости пептидного состава яда восточных степных гадюк. Даже в пределах Астраханской области (популяции гадюк из Енотаевского и Красноярского районов, образцы 2 и 3) в составе пептидов и их количестве обнаруживаются некоторые отличия. Сравнение образцов 5, 6 и 7 (разные популяции гадюк в пределах Самарской области) подтверждает данное положение.

2. Сравнение образцов яда гадюк разной подвидовой принадлежности (*V. r. renardi* и *V. r. bashkirovi*) также указывает на существование внутривидовых отличий в пептидном составе ядовитого секрета.

Различия пептидного состава, обусловленные цветом ядовитого секрета, у степной гадюки пока не были обнаружены. Напомним, что здесь приведены лишь предварительные результаты, которые намечают перспективы и направления дальнейших, более детальных исследований.

Причины, определяющие выявленные различия пептидного состава ядовитого секрета ренардовых гадюк, нам не известны. Многие исследователи считают, что в основе подобных различий лежат генетические причины, обуславливающие гетерогенность свойств ядовитого секрета и характеризующие определенный генетический статус особей в популяциях (Chirraux et al., 1991).

**Состояние охраны.** Таксон под триноменом *Vipera ursini renardi* занесен в Аннотированный перечень таксонов и популяций животных, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде на территории РФ (Ананьева, Даревский, 2001), под биноменом *Vipera ursinii* – в списки МСОП с категорией EN A1c+2c (таксон, находящийся в состоянии угрозы) (Ананьева и др., 2004). Восточная степная гадюка занесена в Красную книгу Самарской области с категорией 4/Б (условно редкий вид, плавно снижающий численность), нуждается в дополнительных мерах охраны (Бакиев и др., 2009а).

**Экземпляры коллекции ИЭВБ РАН.** Восточные степные гадюки, добытые в Самарской области, представлены 9 экземплярами.

№ 130/412. 1 M. ad. 30.04.2002 г. Ставропольский р-н, р/х «Сускан». Песков А.Н.

№ 132/416–417. 2 M. ad. 30.04.2002 г. Ставропольский р-н, р/х «Сускан». Бакиев А.Г., Литвинов Н.А., Кириллов А.А.

№ 140/445. 1 S. ad. 01.05.2002 г. Красноярский р-н, окр. с. Раевка. Кириллов А.А.

№ 142/448. 1 S. juv. 2002 г. Родился в Самарском зоопарке от самки из окр. с. Парфеновка Кинельского р-на Самарской обл. Дегтярев А.И.

№ 156/469. 1 S. juv. 12.05.2003 г. Кинельский р-н, окр. сёл Лебяжье и Красная Самарка. Епланова Г.В.

№ 163/480–481. 2 S. ad. 12.05.2003 г. Кинельский р-н, окр. с. Красная Самарка. Бакиев А.Г., Трохименко Н.М.

№ 171/490. 1 S. ad. 1–2.05.2003 г. Сергиевский р-н, окр. с. Краково. Погибла в августе 2003 г. Дегтярев А.И.

### Глава 3

## О ФОРМИРОВАНИИ ОФИДИОФАУНЫ САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ

Итак, Самарскую область населяют 6 видов змей: обыкновенный уж, водяной уж, обыкновенная медянка *Coronella austriacae*, узорчатый полоз, обыкновенная гадюка и восточная степная гадюка, или гадюка Ренарда. Самарская область пересекается границами географического распространения пяти из шести названных видов региональной офидиофауны, полностью она охвачена ареалом только одного вида змей – обыкновенного ужа. Через Самарскую область проходят северные границы ареалов водяного ужа, узорчатого полоза и ренардовой гадюки, южная граница обыкновенной гадюки, юго-восточная граница обыкновенной медянки. При этом в Самарской области водяной уж находится на северном пределе распространения в границах всего своего видового ареала, узорчатый полоз – на северном пределе европейской части своего ареала.

Таксономический состав змей, населяющих Самарскую область, с течением времени изменялся. Эти изменения обусловлены появлением, формированием и вымиранием таксонов, а также расширениями, сужениями и перемещениями их ареалов.

Попытки неогерпетологов выявить центры образования видов с помощью исключительно ареалогического подхода, основанного на анализе современного их распространения, критикуются палеогерпетологами. Дело в том, что продолжительность процессов наступления-отступления ледников в плейстоцене обеспечивало постепенную ландшафтных особенностей и, соответственно, изменение ареалов животных. Это делает в большинстве случаев невозможным выявление центра возникновения вида только на основе анализа его современного распространения. В последнее время для определения путей расселения и сравнительного возраста популяций в разных частях ареала начали использоваться молекулярно-генетические методы, в частности анализ генетического разнообразия и филогеография. Считается, что популяции из более древних частей видовых ареалов отличаются, как правило, бóльшим генетическим разнообразием. С помощью молекулярной модели часов приблизительно определяется время изоляции популяций или таксонов. Но нельзя отождествлять приблизительное время возникновения таксона, полученное по молекулярным данным, со временем занятия им современной территории. Гипотезы о возникновении видов и изменениях их ареалов должны согласовываться с палеогеографическими и палеонтологическими данными. Однако интерпретация последних также имеет свои особенности. Фактами в палеонтологии являются только имеющиеся в наличии ископаемые остатки, а отсутствие находок фактом не является – остатки могут не сохраниться по целому ряду причин или быть просто еще не найдены. Поэтому при современном уровне палеонтологической изученности нельзя отождествлять отсутствие ископаемых остатков какого-то вида с отсутствием самого вида в соответствующее время на изучаемой территории. В то же время находки ископаемых остатков нельзя игнорировать.

Работа с ископаемыми материалами по змеям также сопряжена с некоторыми сложностями, обусловленными специфическими особенностями сохранения их остатков. «Прежде всего – это оценка таксономического статуса ископаемых находок. Остеологические отличия между современными видами могут проявляться лишь на костях черепа при схожести в строении позвонков. В то же время подавляющее большинство находок змей представлено именно позвонками. Это объясняется особенностями их скелета: очень тонкие и хрупкие кости черепа быстро разрушаются, тогда как относительная массивность позвонков при огромном их количестве, составляющем несколько сотен у одной особи, способствует более частому их захоронению. Однако при общей массивности позвонки имеют множество мелких выступающих элементов строения, важных для диагностики <...>, которые обычно разрушаются <...> В связи с этим большая часть сохранившихся позвонков не допускает надежное видовое определение. Кроме этого, очень часто позвонки не имеют четко выраженных морфологических отличий, позволяющих надежно различить современные роды и даже семейства змей. Конечно, наиболее

объективны описания ископаемых змей, базирующиеся на совокупности краниальных элементов и позвонков. Однако такие находки редки, и большинство ископаемых таксонов установлено по позвонкам. Это приводит к тому, что таксономический статус многих форм вызывает сомнения и может меняться при переизучении материалов. Бывает и так, что взгляды различных специалистов или интерпретация ими одних и тех же фактов оказываются не одинаковыми» (Ратников, 2005, с. 154). Идентификация ископаемого материала вызывает и определенные проблемы, связанные с трудностями приобретения палеонтологами современного сравнительного материала (Ratnikov, 2004).

Разумеется, интересы нео- и палеогерпетологов во многом совпадают (выяснение вопросов о родственных связях ныне живущих и вымерших организмов, последовательности появления разных клад и т.п.). Но полученные нео- и палеогерпетологами данные не всегда согласуются между собой. Тем не менее, нео- и палеогерпетологические исследования дополняют друг друга (Gans, 1997).

Специалисты, занимающиеся ископаемыми змеями, обращают внимание на сходство в таксономических составах палеоценовых офидиофаун Европы и Северной Америки. Сходные черты связывают с тем, что до палеоцена или даже позже, до раннего эоцена, эти континенты не были разъединены. Дальнейшие перемены в систематическом составе объясняются миграциями из Азии в послеоценовое время, а с начала миоцена – и из Африки, когда произошло ее соединение с Евразией (Ivanov, 2000, 2001, цит. по: Ратников, 2005; Szyndar, Rage, 2003, цит. по: Ратников, 2005). По словам В.Ю. Ратникова (2005), из-за отсутствия палеонтологических данных пока невозможно указать, откуда именно происходили эти миграции.

В настоящее время в границах Самарской области достоверно обитают представители двух семейств змей – ужовых Colubridae и гадюковых Viperidae. Согласно доступным сведениям (Татаринов, 1964; Guicking et al., 2006), первое из них известно с позднего эоцена (Таиланд), а второе – как минимум, с миоцена (Греция, Западная Европа).

Имеющиеся палеонтологические данные по позднекайнозойским змеям в Самарской области ограничены единственным местонахождением – Домашкинские Вершины, где обнаружены остатки степной гадюки, скорее всего, позднеплейстоценового возраста (Ратников, 2004б).

Судя по литературным данным, в границах всего бассейна Волги к настоящему времени изучено не менее 20 местонахождений змей (рис. 27). Их территориальная привязка и возраст, таксономический состав ископаемых остатков и источники информации приведены ниже. Но прежде хотелось бы дать следующие пояснения.

1. В семействе ужеобразных Colubridae палеонтологи выделяют два подсемейства – Colubrinae и Natricinae, единственным критерием для этого является отсутствие или наличие гипапофизов на туловищных позвонках.

2. В описании таксономического состава местонахождений змей используется видовое название *Vipera ursinii*. В связи с выделением *V. renardi* в качестве самостоятельного вида (до недавнего времени этот вид считался одним из подвидов *V. ursinii*) данные определения ископаемых позвонков нужно рассматривать в широком смысле – *V. ursinii sensu lato*, т.е. как относящиеся к комплексу видов *V. ursinii*. В настоящее время отличить по позвонкам *V. renardi* от других таксонов, ранее относившихся к виду *V. ursinii*, не представляется возможным (Ратников, 2004б).

3. Сокращение «indet.» после названия таксона относится к случаям, когда ближе (на более низком уровне) таксон определить не удалось, а «sp.» означает, что не удалось определить вид (таксон определен только до указанного рода).

4. Употребление в биномиальных названиях интеркалярных вставок «cf.» (сокращение от «conformis» – похожий) и «aff.» (от «affinis» – родственный) используется для обозначения сомнительных случаев, когда определяемый образец относится либо к указанному в названии виду, либо к близкому с указываемым видом. Как указывает В. Гранзов (Granzow, 2000), при использовании «cf.» погрешность предположения об указанной

видовой принадлежности обычно ниже по сравнению с «aff.». Более определенно высказывается В.Ю. Ратников (2002): «cf.» означает, что сохранившиеся элементы поврежденного образца, имеющие диагностическую ценность, соответствуют указанному в названии виду, а «aff.» указывает на наличие каких-то морфологических отличий, но на данный момент неясно, являются они вариантом изменчивости указанного вида, или это другой вид.

В дальнейшем – после перечня местонахождений – экземпляры, определенные точно и через «cf.», будут объединены под одним точным видовым названием.

Перейдем к местонахождениям.

1. Лучинское, Московская область; голоцен: *Natrix natrix*, *N. sp.* (Тесаков и др., 1993; Ратников, 2002, 2009).

2. Лихвин, Тульская область; лихвинский горизонт среднего неоплейстоцена: *Natrix sp.* (Ратников, 2002).

3. Березовка, Нижегородская область; ильинский горизонт нижнего неоплейстоцена: *Natrix natrix*, *N. cf. natrix*, *N. sp.*, *Elaphe dione*, *Vipera sp.*, *Serpentes indet.* (Ратников, 1998а, 2002, 2004б, 2009; Бакиев, Ратников, 2003).

4. Красная Лука, Нижегородская область; средний-верхний неоплейстоцен: *Natrix natrix*, *N. sp.*, *Elaphe cf. longissima*, *Telescopus sp.*, *Vipera sp.*, *Serpentes indet.* (Ратников, 1999, 2002, 2004б, 2009).

5. Еласы, Марий Эл; микулинский горизонт верхнего неоплейстоцена: *Natrix natrix*, *N. sp.*, *Vipera sp.*, *Serpentes indet.* (Ратников, 2001б, 2002, 2004б).

6. Апастово, Татарстан; плиоцен: *Natrix natrix*, *N. cf. natrix*, *N. sp.*, форма В (Ратников, 2002, 2004б).

7. Большие Тиганы, Татарстан; средневалдайский горизонт верхнего неоплейстоцена: *Natrix cf. natrix*, *N. sp.*, *Coronella austriaca*, *Vipera ursinii*, *V. sp.*, *Serpentes indet.* (Ратников, 1998б, 2002, 2004б, 2009).

8. Красный бор, Татарстан; микулинский горизонт верхнего неоплейстоцена: *Natrix natrix*, *Vipera cf. berus* (Сухов, 1972; Зерова, Чхиквадзе, 1984; Чхиквадзе, Сухов, 1977; Яковлев, 1996; Хабибуллин, 2001, 2002; Ратников, 2004б, 2009).

9. Пещера Казырбак, Башкортостан; средний голоцен: *Serpentes indet.* (Сухов, 1978); *Coronella austriaca*, *Coronella cf. austriaca*, *Colubrinae indet.*, *Natrix natrix*, *Natrix cf. tessellata*, *Natrix sp.*, *Natricinae indet.*, *Vipera berus*, *Vipera ursinii*, *Vipera cf. ursinii*, *Vipera sp.* (личное сообщение Т.И. Яковлевой, 2009).

10. Пещера Лемеза I, Башкортостан; верхний голоцен: *Natrix natrix*, *Vipera berus* (Яковлева, 2003; Яковлев и др., 2005; Ратников, 2009).

11. Пещера Лемеза II, Башкортостан; средний голоцен: *Natrix natrix*, *Vipera berus* (Яковлева, 2003; Яковлев и др., 2005; Danukalova et al., 2008; Ратников, 2009).

12. Пещера Лемеза III, Башкортостан; нижний голоцен: *Natrix natrix*, *Colubrinae indet.*, *Vipera berus* (Danukalova et al., 2008; Ратников, 2009).

13. Пещера Лемеза IV, Башкортостан; верхний голоцен: *Natrix natrix*, *Vipera berus* (Хабибуллин, 2001, 2002; Яковлева, 2003; Ратников, 2004б, 2009; Яковлев и др., 2005; Danukalova et al., 2008).

14. Пещера Заповедная, Башкортостан; верхний голоцен: *Vipera berus* (Сатаев, Макарова, 1998; Хабибуллин, 2001, 2002; Ратников, 2004б, 2009).

15. Пещера Заповедная II (= пещера Заповедная III; пещера Заповедная, шурф 3), Башкортостан; верхний голоцен: *Natrix natrix*, *Vipera berus*, *Serpentes indet.* (Сатаев, Макарова, 1998; Яковлева, 2003, 2009; Яковлев и др., 2005; Danukalova et al., 2008).

16. Грот Археологов, Башкортостан; поздний голоцен: *Natrix natrix*, *N. sp.*, *Coronella austriaca*, *Elaphe aff. dione* (Яковлева, 2004а, б).

17. Грот Ташмурун, Башкортостан; верхний голоцен: *Natrix natrix*, *Coronella austriaca*, *Elaphe aff. dione*, *Colubrinae indet.*, *Vipera berus* (Яковлев и др., 2004; Яковлева, 2004а, б).

18. Домашкинские Вершины, Самарская область; верхний неоплейстоцен: *Vipera ursinii* (Ратников, 2004б, 2009).

19. Черный Яр - Нижнее Займище, Астраханская область; среднерусский надгоризонт среднего неоплейстоцена: *Natrix natrix*, *N. cf. tessellata*, *N. sp.*, *Elaphe longissima*, *E. cf. longissimus*, *Elaphe sp.*, Colubrinae indet., *Vipera ursinii*, Serpentes indet. (Ратников, 2001а, 2002, 2009).

20. Средняя Ахтуба, Астраханская область; голоцен: *Natrix tessellata*, *N. sp.*, *Vipera ursinii*, *Vipera sp.*, Serpentes indet. (Ратников, 2002, 2009).

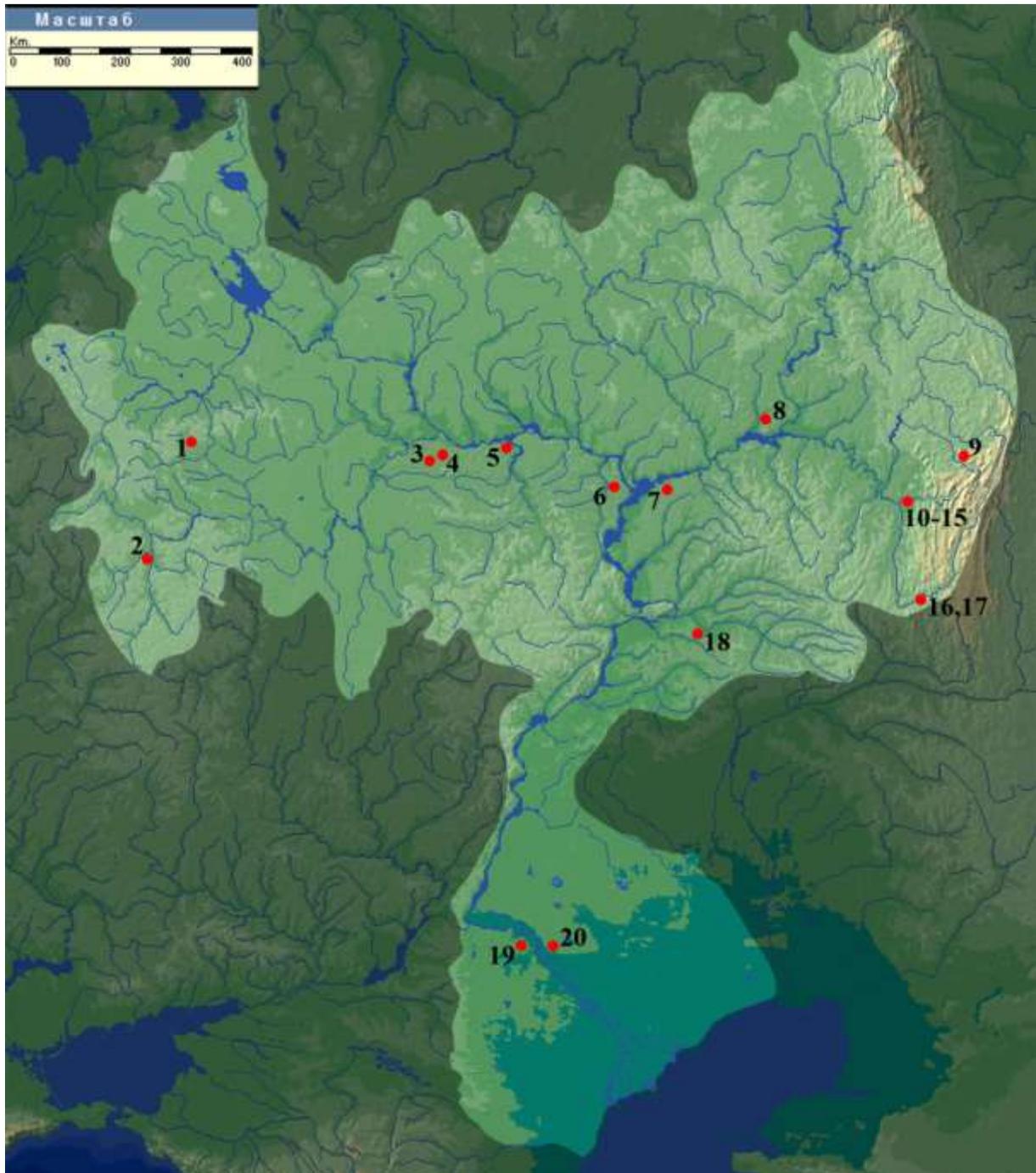


Рис. 27. Местонахождения ископаемых остатков змей в Волжском бассейне: 1 – Лучинское, 2 – Лихвин, 3 – Березовка, 4 – Красная Лука, 5 – Еласы, 6 – Апастово, 7 – Большие Тиганы, 8 – Красный бор, 9 – пещера Казырбак, 10 – Пещера Лемеза I, 11 – Пещера Лемеза II, 12 – Пещера Лемеза III, 13 – Пещера Лемеза IV, 14 – Пещера Заповедная, 15 – Пещера Заповедная II, 16 – Грот Археологов, 17 – Грот Ташмурун, 18 – Домашкинские Вершины, 19 – Черный Яр - Нижнее Займище, 20 – Средняя Ахтуба

К приведенному перечню местонахождений надо сделать 2 уточнения. Во-первых, как поясняет В.Ю. Ратников (2009), в некоторых публикациях ошибочно указана находка *Natrix natrix* для местонахождения Аккулаево (Башкортостан; нижний эоплейстоцен). Во-вторых, Т.И. Яковлева (2004а) сообщает о находке туловищных позвонков медянки *Coronella austriaca* в пещере Байсланташ – верхнеголоценовом местонахождении Башкортостана (но более точная герграфическая привязка автором не указана и нам пока неизвестна).

Остановимся на ископаемых остатках змей, определенных, как минимум, до рода. Известные по неоплейстоценовым остаткам из местонахождения Красная Лука представители рода кошачьих змей *Telescopus* в настоящее время в Волжском бассейне не встречаются. Ограничимся 4 родами, представленными в современной офидиофауне Самарской области (*Natrix*, *Coronella*, *Elaphe*, *Vipera*).

**Род *Natrix*.** В местонахождениях на территории Волжского бассейна встречены остатки 3 видов данного рода – обыкновенного ужа *N. natrix*, водяного ужа *N. tessellata* и вымершего вида, описанного (Ратников, 2002) под названием *N. sp.*, форма В, а также остатки змей рода *Natrix*, ближе не определенные. Обыкновенный уж *N. natrix* отмечен в 16 из 21 местонахождения. Водяной уж *N. tessellata* обнаружен в трех местонахождениях. Вымерший вид встречен в одном местонахождении.

Наиболее древняя в Волжском бассейне находка современного вида рода *Natrix* – обыкновенного ужа *N. natrix* – происходит из плиоценового местонахождения Апастово. Этот вид встречается и в более поздних местонахождениях Волжского бассейна. Здесь же встречены и позвонки *Natrix sp.*, форма В. Основание рассматривать данную форму в качестве вымершего вида дают морфологические особенности, указанные в описании (Ратников, 2002) и позволяющие отличать описанные остатки от современных видов ужей и от формы А. Остатки этой формы встречены и в других плиоценовых и нижнеэоплейстоценовых местонахождениях Восточно-Европейской равнины, но за пределами Волжского бассейна (Ратников, 2002). Наиболее древние остатки водяного ужа *N. tessellata* в Волжском бассейне обнаружены в местонахождении Черный Яр - Нижнее Займище, они датируются средним неоплейстоценом.

Из палеогерпетологических обзоров В.Ю. Ратникова (2004б, 2005) следует, что плиоценовые остатки обыкновенного и водяного ужей в Европе известны из местонахождений на Украине, в Молдове и Венгрии. Присутствие же этих видов в верхнем миоцене Венгрии (Szunyogh, 1934, цит. по: Ратников, 2005) сейчас признано ошибочным, верхнемиоценовые остатки определены теперь как *N. cf. N. longivertebrata* (Venczel, 1994, цит. по: Ратников, 2005).

Первые ископаемые остатки семейства Colubridae происходят из верхнего эоцена Таиланда. Видимо, из Юго-Восточной Азии началась экспансия семейства в Северную Америку и Западную Азию, а потом в Европу, которой эти змеи достигли в олигоцене. Находка самого древнего в Европе вида, относящегося к роду *Natrix* – *N. mlynarskii*, – описана из нижнего олигоцена юга Франции (Ратников, 2005; Guicking et al., 2006).

Гипотез, касающихся эволюции современных видов ужей и заселения ими Волжского бассейна, выдвинуто к настоящему времени довольно много, однако большинство из них не учитывает палеонтологические данные (Бакиев, Ратников, 2007).

Обыкновенный уж относится А.М. Никольским (1916) к видам, переселившимся в Европейскую Россию из Западной Европы, а в составе современной фауны Сибири данный вид рассматривается им (Никольский, 1947) как послеледниковый переселенец с запада. Между тем, палеонтологическая информация опровергает эту гипотезу: остатки *Natrix cf. natrix* встречены в неоплейстоценовых осадках пещеры Окладникова на Алтае (Гутиева, Чхиквадзе, 1990). «Неоднократные наступления и отступления ледников привели к тому, что ареалы видов периодически сжимались, отступая в периоды похолоданий в рефугиумы и расширяясь в периоды потеплений» (Хабибуллин, 2001, с. 34). По мнению Хабибуллина, после окончания последнего оледенения ряд видов, в числе которых называется *N. natrix*, начали свое послеледниковое расселение с запада из рефугиумов Центральной и Южной

Европы. В.Ю. Ратников (2004б) пишет, что большое количество разновозрастных позднекайнозойских местонахождений обыкновенного ужа, как в Западной, так и в Восточной Европе, скорее опровергает гипотезу о миграции этой змеи далеко на юг, восток или запад при каждом похолодании климата. Более приемлемой кажется гипотеза о наличии рефугиумов в пределах перигляциальной зоны. Распространение обыкновенного ужа на севере европейской части России в той или иной мере отражает историю формирования ареала в послеледниковое время. По линии северное Приладожье – Заонежье – север Вологодской области – Сыктывкар проходит северная граница ареала. К северу от этой линии вид представлен локальными популяциями, являющимися, по мнению К.Д. Мильто (2003а), реликтами атлантического периода (термического оптимума). В.А. Киреев (1987) называет происхождение данного вида европейским, а Е.Г. Накаренко (2002) – европейско-сибирским. М.Ф. Тертышниковым (1992), который разделяет пресмыкающихся Предкавказья на 5 генетико-географических групп (европейская, средиземноморская, туранская, восточнопалеарктическая, кавказская), обыкновенный уж включен в европейскую генетико-географическую группу пресмыкающихся. Такую же точку зрения на обыкновенного ужа Тертышников высказывает и в более поздней публикации (2002), где он, между прочим, рассматривает кавказскую группу рептилий как составную часть средиземноморской географо-генетической группы.

Особенности строения некоторых костей черепа из неогеновых и плейстоценовых местонахождений Центральной Европы позволили предположить происхождение обыкновенного ужа *N. natrix* от вымершего вида *N. longivertebra*. Высказывалось мнение, что эволюционные преобразования, ведущие от *N. longivertebra* к *N. natrix*, начались задолго до начала плейстоцена, причем «старые» и «новые» признаки длительное время сосуществовали вместе, постепенно меняя количественные соотношения. Иная интерпретация этих материалов заключается в том, что *N. longivertebra* является вымершим подвидом *N. natrix*, и в этом случае обыкновенный уж существовал уже в миоцене (Ратников, 2004б, 2005; Guicking et al., 2006).

По мнению А.М. Никольского (1916), водяной уж, как и обыкновенный, имеет западноевропейское происхождение. В.И. Гаранин (1983) и С.М. Климов с соавторами (2000) поддерживают другую точку зрения – этот вид пришел в Европу с юго-востока в постгляциальное время. Однако, палеонтологические данные доказывают обитание *N. tessellata* в Европе гораздо раньше, еще в плиоцене (Ратников, 2005). В.М. Шапошников (1999) безо всякой аргументации полагает, что водяной уж (также обыкновенный уж, медянка, степная и обыкновенная гадюки) сформировались как виды на территории Среднего Поволжья. В публикации, вышедшей годом позже, этот же автор (Шапошников, 2000) по непонятным причинам изменив свое мнение, сообщает, что в Среднее Поволжье водяной и обыкновенный ужи проникли с юга или юго-запада, со стороны Украины, не ранее плейстоцена. В.А. Киреев (1987), М.Ф. Тертышников (1992, 2002) и Е.Г. Накаренко (2002) придерживаются мнения, что водяной уж имеет средиземноморское происхождение.

В.И. Гаранин (1983), ссылаясь на проведенный В.В. Соколовским кариологический анализ, склоняется к более молодому возрасту вида *N. tessellata* по сравнению с *N. natrix*. В.Ю. Ратников (2004б) же исходит из сведений об ископаемых остатках ужей и констатирует: «Пока нет достаточных палеонтологических оснований считать, что водяной уж является более молодым видом, чем обыкновенный» (с. 27).

Последние молекулярные исследования ужей (Guicking et al., 2006) способствовали появлению новых гипотез. Для современных 3 видов рода *Natrix* – *N. maura*, *N. natrix*, *N. tessellata* – калиброванные молекулярные часы определяют следующее время дивергенции от общего предка. Первый вид дивергировал 18–27 млн. лет назад, а обыкновенный и водяной ужи – 13–22 млн. лет. Хотя интервалы этих оценок велики, они указывают на миоценовое происхождение *N. maura*, *N. natrix* и *N. tessellata*. Молекулярно-генетические данные поддерживают картину филогении рода, при которой *N. natrix* и *N. tessellata* – сестринские виды.

Д. Гюкин и соавторы (Guicking et al., 2006) среди гипотез эволюционной истории современных видов рода *Natrix* выделяют два сценария для объяснения причин дифференцирования восточных и западных подвидов *N. natrix*. В одном случае происхождение внутривидовых форм связывается с плейстоценовым викариванием. Другой сценарий предполагает более древнее появление подвидов, предлагая в качестве причины расхождений между восточной и западной формами независимые пути вторжения в Европу – с востока и из Северо-Западной Африки. Молекулярные данные (последовательности четырех кодирующих белки митохондриальных генов, в целом 3806 пар нуклеотидов) в сочетании с ископаемыми остатками и знанием палеогеологических событий позволили указанным авторам оценить возраст внутривидовой дивергенции *N. natrix* в 6 млн. лет (Guicking et al., 2006).

**Род *Coronella*.** Виду *C. austriaca* соответствуют диагностические признаки костных остатков, встреченных в верхнеплейстоценовом местонахождении Большие Тиганы (Ратников, 2002), среднеголоценовом местонахождении Пещера Казырбак (личное сообщение Т.И. Яковлевой), верхнеголоценовых местонахождениях Грот Археологов, (Яковлева, 2004а, б), Грот Ташмурун (Яковлев и др., 2004; Яковлева, 2004а, б) и Пещера Байсланташ (Яковлева, 2004а). За пределами Волжского бассейна с территории Восточно-Европейской равнины пока известно лишь одно местонахождение этого вида – Шкурлат в Воронежской области микулинского возраста (верхний неоплейстоцен) (Ратников, 2002). Имеются находки остатков обыкновенной медянки из плейстоцена Европы и – более древние – из верхнего плиоцена Молдовы; остатки, определенные как *Coronella* cf. *C. austriaca*, описаны из позднего миоцена Венгрии (Редкозубов, 1991; Holman, 1998).

Медянка имеет, по мнению В.А. Киреева (1982, 1987), европейское происхождение, она проникла в Калмыкию и далее в Восточное Закавказье с севера. М.Ф. Тертышников (1992, 2002) также считает происхождение этого вида европейским, включая медянку в европейскую генетико-географическую группу пресмыкающихся. Е.В. Анисимова (1981) установила, что число морфологических признаков, по которым различаются самцы и самки обыкновенной медянки, возрастает с востока на запад и с юга на север. При этом разные признаки изменяются у самцов и самок по-разному. Эти данные Анисимовой о географической изменчивости полового диморфизма названного вида змей подтверждают, как считает В.Ф. Хабибуллин (2001), следующее предположение. В период голоценового термического оптимума основное направление расселения рептилий, «входящих ныне в состав фауны Башкортостана [офидиофауна республики включает те же виды, что и Самарская область. – *Примечание наше*], происходило из рефугиумов южной и юго-восточной Европы, Кавказа на север и северо-восток, через Уральские горы» (с. 34). Однако непонятно, почему и каким образом такая морфологическая изменчивость отражает конкретное направление, по которому шло расселение из рефугиумов при голоценовом термическом оптимуме.

Делая отступление общего характера, хочется напомнить о сомнительной роли Кавказа как рефугиума, по крайней мере, для лесных видов Восточно-Европейской равнины (медянка к чисто лесным видам не относится). «В настоящее межледниковое время между равнинной и Кавказской лесными зонами располагается обширная степь, являющаяся препятствием для форм закрытых биотопов. Между тем во время материковых оледенений происходило смещение тундровой зоны на юг, а степной – на север, лесные же участки становились все меньше. В итоге образовывались своеобразные перигляциальные ландшафты (перигляциальные тундры, лесотундры, лесостепи, степи, тундро-лесостепи, редколесья), аналогов которым в настоящее время не существует. Синхронно с материковыми развивались локальные оледенения горных систем, в том числе – Кавказа. Ледовые шапки гор распространялись на значительно большую площадь, чем ныне, происходило похолодание климата, сопровождаемое смещением границ ландшафтных поясов. При этом альпийская зона сильно снижалась, степная – расширялась и поднималась ей навстречу, а лесная сокращалась. То есть, происходили ландшафтные преобразования,

аналогичные протекавшим на Восточно-Европейской равнине. В таких условиях равнинные лесные формы добраться до Кавказа просто не могли» (Ратников, 2004б, с. 21–22).

**Род *Elaphe*.** Древнейшая находка ископаемых остатков узорчатого полоза *E. dione* происходит из ильинского горизонта нижнего неоплейстоцена (местонахождение Березовка, Нижегородская область) (Ратников, 1998а, 2002, 2004б; Бакиев, Ратников, 2003). Таким образом, можно утверждать, что в ильинское время ареал этой змеи распространялся северней, чем сейчас, достигая территории нынешней Нижегородской области. Вероятно, позвонки из Березовки являются к настоящему времени наиболее древней находкой данного вида. Находки же скелетов узорчатых полозов в олигоценовых породах на побережье Аральского моря объясняются проникновением живых змей в толщу третичных пород по многочисленным щелям, пронизывающим известняк с поверхности в глубину. Некоторые полозы, заползая с осени в щели и пустоты внутри известняка, являющиеся их излюбленным местом зимовки, оказывались к весне замурованными в них осыпавшейся и задувшейся снаружи измельченной породой, что и вызвало их гибель (Хозацкий, Эглон, 1947).

В позднеголоценовых местонахождениях Грот Археологов и Грот Ташмурун (Башкирия) отмечены туловищные позвонки, определенные как *Elaphe aff. dione*. Определение по «открытой» номенклатуре связано с тем, что у определенных позвонков более заострен задний конец гемального киля (Яковлева, 2004а) по сравнению с описанными в литературе позвонками *E. dione* (Ратников, 2000).

А.М. Никольский (1916, 1947) указывает на восточное происхождение узорчатого полоза, о чем, как уточняет В.И. Гаранин (1983), можно судить по форме ареала данного вида змей. Эту точку зрения, еще не подтвержденную палеонтологами, в принципе не отвергает ряд других авторов (Тертышников, 1992, 2002; Бакиев, 1998; Хабибуллин, 2001; Кривошеев, 2002; Накаренко, 2002; Бакиев, Ратников, 2003). А.М. Никольским (1916) подчеркивается, что узорчатый полоз, вместе с рядом видов, – форма, возникшая не в горах: «В отношении фауны пресмыкающихся вся огромная цепь сибирских гор, начиная от Алтая до Камчатки, представляет из себя полнейший нуль. Нуль в том смысле, что здесь не только нет эндемических для этой цепи видов, но вообще нет ни одного вида, которого можно считать горной формой, т.е. формой, возникшей в горах и искони живущей в горах. Все встречающиеся здесь виды проникли сюда из окружающих эти горы равнин» (с. 315). В.М. Шапошников (2000) же пишет, что узорчатый полоз сформировался как вид в районе Тянь-Шаня, в Гималаях, откуда в последующем распространился как на восток, так и на запад, появившись на территории Самарской области в конце миоцена, потом под воздействием ледников отступил в более южные районы и по мере потепления климата вновь завоевывал северные районы современного ареала. При этом предполагается проникновение узорчатого полоза в Среднее Поволжье по двум направлениям – со стороны Уральских гор в миоцене и с Кавказских гор в плиоцене или плейстоцене. По более ранней и также не подкрепленной аргументами, так сказать «умозрительной», версии того же автора (Шапошников, Жуков, 1988), вид попал на Самарскую Луку по несколько иному маршруту (Средняя Азия – север Прикаспийской низменности до р. Волги и вдоль нее на юг, до Каспия – Калмыкия – Ергени – Приволжская возвышенность). В.А. Киреев (1982) полагает, судя по современному распространению вида, что узорчатый полоз проник на территорию Калмыцкой республики и далее на Кавказ с севера. М.Ф. Тертышников (1992, 2002) сообщает, что в Предкавказье вид мог проникнуть с востока и северо-востока.

И.С. Башкирѳов (1935) считал узорчатого полоза третичным реликтом в фауне Жигулевских гор, сохранившимся «на островах, свободных от ледникового покрова, и от водных бассейнов, бравших начало по окраине ледника, и от заливов Каспия того времени» (с. 243). Эта точка зрения не отвергается и спустя много лет (Юргенсон, 1981; Баринѳов, 1982; Гаранин, 1983; Бакиев, 1998 и др.). А.М. Никольский (1947) никак не комментировал появление узорчатого полоза в Жигулях, хотя публикацию Башкирѳова (1935) не мог не знать. В.П. Жуков (1992) связывает описанные им изменения в щитковании (появление добавочных щитков, расщепление и слияние щитков) у полозов на Самарской Луке с изоляцией

популяции на протяжении значительного отрезка времени. В.М. Шапошниковым (Шапошников, Жуков, 1988) высказываются сомнения в том, что узорчатый полоз – третичный реликт Жигулей, притом «аргумент» им приводится следующий: ведь, возможно, вид появился в Жигулях гораздо позже. И, надо заметить, по современным сведениям, это не исключено. Любопытна информация, полученная с помощью метода полимеразной цепной реакции, с использованием молекулярных маркеров РАПД. Внутри вида, согласно консенсусному древу, выделяются западная и восточная группы. Уровень полиморфизма в восточной группе гораздо выше, чем в западной. Отмечается бóльшая близость экземпляров с Дальнего Востока к двухпятнистому полозу *E. bimaculata* Schmidt, 1925, нежели к узорчатым полозам, которые обитают западнее. Экземпляры с западной части ареала представляют собой в целом единую группу (Смирнова и др., 2003). Однозначная интерпретация этой информации в филогеографическом плане представляется сейчас преждевременной, тем не менее, большой генетический полиморфизм в настоящее время с высокой уверенностью трактуется как свидетельство большей древности популяций.

В настоящее время эскуларов полоз *E. longissima*, известный по неоплейстоценовым остаткам из местонахождений Красная Лука и Черный Яр - Нижнее Займище, в Волжском бассейне не встречается.

Самой древней находкой змей рода *Elaphe*, как следует из доступной информации (Ivanov, 2002), возможно, являются сейчас остатки «cf. *Elaphe* sp.» из раннемиоценового местонахождения в Чехии.

**Род *Vipera*** представлен ископаемыми остатками в 16 местонахождениях Волжского бассейна. Это – остатки степной гадюки (Большие Тиганы, Пещера Казырбак, Домашкинские Вершины, Черный Яр - Нижнее Займище, Средняя Ахтуба), обыкновенной гадюки (Красный бор, Пещеры Казырбак, Лемеза I, Лемеза II, Лемеза III, Лемеза IV, Заповедная I и Заповедная II, Грот Ташмурун), неопределенных до вида представителей рода (Березовка, Красная Лука, Еласы, Большие Тиганы, Пещера Казырбак, Средняя Ахтуба).

По словам А.М. Никольского (1947), в истории гадюк палеарктической области в ледниковое время важную роль должна была сыграть венгеро-румынская низменность. Никольский обращает внимание на «прерывчатое» распространение видов и родов в западно-восточном направлении, объясняя прерывчатость «уничтожающим» влиянием ледникового периода. Некоторые виды и рода отмечены им на крайнем западе Евразии и на крайнем востоке ее при их отсутствии в промежутке. Между западной и восточной формами может находиться более приспособленный к холодному климату родственник. Он, по сравнению с родством двух теплолюбивых форм между собой, менее близок к каждой из них. «Из пресмыкающихся подобный пример представляют гадюки. Восточно-сибирская гадюка (*Vipera sachalinensis*) заменяет собой западно-европейскую (*V. ursini*)» (с. 8), «а в промежутке между ними живет обыкновенная гадюка (*V. berus*)» (с. 9). Предковый плиоценовый вид, имевший сплошной евразийский ареал, в ледниковый период вынужден был уйти в теплые рефугиумы южной Франции и Дальнего Востока; часть же животных пережила ледниковье в венгеро-румынской низменности. Теплый климат в южнофранцузском и дальневосточном рефугиумах в ледниковое время не очень отличался от плиоценового климата, в котором обитал предковый вид. Поэтому дивергенция в этих регионах шла относительно медленно, в связи с чем краевые с запада и востока формы больше напоминают друг друга и сохраняют реликтовые черты. Климат же в венгеро-румынской котловине, окруженной со всех сторон горами, был более суров по сравнению с двумя названными рефугиумами. Обитавшие в ней таксоны эволюционировали быстрее и дали новые виды, сильнее отличающиеся от краевых форм, чем те друг от друга. Так Никольский (1947) объясняет распространение 3 видов гадюк – *Vipera sachalinensis*, *V. ursini* и *V. berus*; последняя как вид сформировалась в венгеро-румынском рефугиуме. Первые 2 вида по окончании ледникового периода не смогли распространиться по прежнему пространству материка, поскольку климат не достиг той степени теплоты, которая ему была свойственна на пороге наступления последнего оледенения. Для них климатические условия

по большей части протяжения Сибири и в настоящее время оказываются недостаточно теплыми. Будучи загнанными ледниковым периодом в румыно-венгерскую котловину, как в ловушку, одни животные погибали, другие приспособились к холодному климату. Условия существования животных, запертых в этой котловине, были неблагоприятны для них. У тех видов, которые все-таки вынесли эти условия, эволюция шла ускоренными темпами, поэтому вышедшие оттуда виды и подвиды изменились за ледниковое время в большей степени, нежели их родственники на крайнем востоке и крайнем западе. Почему в настоящее время они и отличаются от этих родственников в большей степени, нежели восточный родственник отличается от западного. «Народившиеся» в названной котловине виды как дети ледникового периода, выйдя оттуда, могли дальше своих сородичей распространиться на север. Из рептилий здесь сложилась наша гадюка *V. berus* (Никольский, 1947). Л.Я. Боркин (1984) пишет, что, хотя Никольским сообщается об отсутствии случаев европео-дальневосточной дизъюнкции ареалов у рептилий, этот пример хорошо укладывается в схему «интеркалярной» концепции Никольского. Можно заметить, что указание Никольского о незначительных видовых отличиях степной и сахалинской гадюк, которые относительно сильно разнятся с обыкновенной гадюкой, в общем-то, неверно. Сомнения по поводу таких отличий высказывались Боркиным (1984). Обыкновенная и сахалинская гадюки, согласно последним данным изучения молекулярной филогении гадюковых, ближе друг к другу (комплекс «*V. berus*»), чем степная гадюка к ним (комплекс «*V. ursinii*») (Kalyabina и др., 2002; Калябина и др., 2003; Kalyabina-Hauf et al., 2004). Следовательно, «интеркалярная» концепция применительно к рассматриваемым видам гадюк оказывается несостоятельной. Тем не менее, Венгерская равнина и сейчас рассматривается как одна из ключевых территорий в истории обыкновенной гадюки: отсюда известны находки древнейших гаплотипов номинативного подвида (Carllson, 2003; Kalyabina-Hauf et al., 2004; Ursenbacher et al., 2006).

В.И. Гаранин (1983, с. 34), основываясь на имеющихся тогда сведениях, пишет про обыкновенную гадюку: «В конце ледникового периода, вероятнее всего в рефугиумах Центральной Европы, из северных популяций неогенового правика образовался самый молодой вид гадюки – *V. berus*, распространившийся с потеплением и расширением лесной зоны на запад, север и восток». В.Ф. Хабибуллиным (2001) обыкновенная гадюка относится к молодым «в эволюционном смысле» видам, которые «сформировались во многом под влиянием перигляциальных условий и поэтому, во-первых, более приспособлены к условиям умеренного климата, во-вторых, более экологически пластичны» (с. 35).

Позже В.Ю. Ратников (2004б) высказывает иную точку зрения: «Палеонтологические находки обыкновенной гадюки опровергают гипотезу о том, что *Vipera berus* – очень молодой вид, появившийся только в конце ледникового периода. Следует также подвергнуть сомнению предположение, что он сформировался под влиянием перигляциальных условий, поскольку уже существовал до наступления самых суровых оледенений» (с. 27). При этом Ратниковым сообщаются последние литературные сведения о находках остатков, похожих на *V. ursinii*, из верхнемиоценовых осадков Венгрии, а похожих на *V. berus* – из позднеплиоценовых осадков Австрии. В коллекциях с территории Восточно-Европейской равнины самые древние находки *V. ursinii* происходят из плиоценовых отложений, тогда как *V. berus* – из нижнеплейстоценовых (Ратников, 2002).

В.М. Шапошников (2000) полагает, что гадюка Никольского могла выделиться в подвид обыкновенной гадюки в период оледенений. К.Д. Мильто и А.И. Зиненко (Мильто, 2003б; Zinenko, 2004; Milto, Zinenko, 2005) считают плейстоценовые оледенения причиной изоляции и формирования гадюки Никольского как таксона. В последней публикации авторы, описывая распространение гадюки Никольского, указывают, что она занимает преимущественно доледниковые ландшафты к югу от границы максимального покровного оледенения на Восточно-Европейской равнине. Ареал охватывает лесостепную зону, иногда проникая в степную зону вдоль речных долин (Донец, Дон) и возвышенностей (Донецкий кряж). Распространение коррелирует с расположением рефугиумов лесной растительности

во время Валдайского оледенения (18–20 тыс. лет назад) в среднем течении бассейнов Дона и Волги. Часть рефугиумов, расположенных на возвышенностях, послужила центрами сохранения генетического разнообразия *V. berus*. Упоминается гипотеза, предлагаемая в некоторых публикациях (Andrén, Nilson, 1981; Madsen, Stille, 1988), согласно которой черная форма *V. berus* имеет преимущества в холодном климате по сравнению с «нормально» окрашенной. Однако, замечают Мильто и Зиненко (Milto, Zinenko, 2005), наиболее теплая часть ареала *V. berus* населена только меланистическими гадюками. Такая картина может быть следствием формирования гадюки Никольского во время оледенения и ее адаптации к условиям меньшей теплообеспеченности в прошлом. По-видимому, юго-восточная часть Восточно-Европейской платформы была заселена *V. b. nikolskii* еще до днепровского оледенения. Территория, освобождавшаяся после отступления сначала днепровского оледенения, а затем валдайского, занималась таежными лесами, которые в свою очередь заселяла с запада более молодая *V. b. berus*. Гадюка Никольского *V. b. nikolskii* могла сохраниться вместе с видами восточноевропейского комплекса в рефугиумах, располагавшихся в среднем течении Волги, на Среднем Дону, в среднем течении Донца, в низовьях Днепра и в долине реки Прут (Milto, Zinenko, 2005). Древность гадюки Никольского по сравнению с номинативным подвидом обыкновенной гадюки подтверждают молекулярно-генетические исследования (Kalyabina-Hauf et al., 2004), согласно которым первая форма оказывается близким родственником распространенной в Турции гадюки *V. barani*, а также находится в довольно близком родстве с балканским подвидом обыкновенной гадюки *V. b. bosniensis* и с альпийской формой «*berus alpine*» из Северной Италии и Южной Швейцарии, «готовящейся» к описанию в ранге подвида. Любопытно, что гаплотипы группы «*nikolskii*» найдены лишь в двух пунктах ареала гадюки Никольского – в Воронежской и Саратовской областях, в то время как в пробах из большинства популяций, предварительно идентифицированных как гадюка Никольского, был найден гаплотип обыкновенной гадюки (эволюционная группа «*berus*»). Эта информация еще нуждается в осмыслении. Согласно выдвигаемым идеям (Milto, Zinenko, 2005), гадюка Никольского представляет собой автохтонный таксон лесостепи в Восточной Европе, существовавший тут до днепровского оледенения, в то время как *V. b. berus* представляет собой более позднего вселенца с запада, скорее всего из Карпатского региона (Carlsson, 2003).

Аналогичный сценарий быстрого расселения номинативного подвида обыкновенной гадюки из рефугиумов в Карпатах высказывается и в более поздней работе (Ursenbacher et al., 2006): гадюки на всей территории от Карпат (Словакии) и до Дальнего Востока оказываются носителями близких гаплотипов митохондриальной ДНК. Однако авторами предлагаемого сценария не использованы пробы из ареала гадюки Никольского. Кроме того, как известно (Банникова, 2004), к недостаткам применения анализа последовательности митохондриальной ДНК относится невозможность определения гибридов из-за материнского наследования митохондриального генома. В случае с подвидами обыкновенной гадюки гибридизация между гадюкой Никольского и номинативной формой, скорее всего, носит весьма распространенный характер (Zinenko, 2004; Milto, Zinenko, 2005), что и может приводить к приведенным выше несоответствиям между морфологическим определением и молекулярными данными. Если находки у гадюки Никольского гаплотипов, родственных *V. barani*, подтвердятся, то, по аналогии с филогенетическими линиями Балкан и севера Италии, срок отделения которых друг от друга оценен с помощью молекулярных часов, время ее изоляции составляет не менее 1,4 млн. лет. Что касается номинативного подвида, то согласно этой работе он также неоднороден. Занимающая северо-восточную часть ареала от Словакии до Сахалина филогеографическая линия отделилась от западной субклада около 0,4 млн. лет назад, причем древнейшие гаплотипы этой группы встречаются в самой восточной (Сахалин) и западной (Словакия) частях ее ареала, что говорит о том, что колонизация этой территории гадюками данной линии происходила, как минимум, в два этапа. Вначале произошло инициальное расселение, затем вымирание на большей части территории и вторичное расселение более молодых линий из сохранившихся крайних

западных и восточных популяций, а также из рефугиума между ними (Ursenbacher et al., 2006).

Р.В. Ефимов и соавторы (2008б), основываясь на результатах, полученных ими при анализе нуклеотидных последовательностей и микросателлитного локуса гадюк (из Самарской, Саратовской, Пензенской, Новгородской и Тульской областей, Пермского края, республик Чувашия, Мордовия и Удмуртия) выдвигают «гипотетическую модель расселения и формирования ареалов» гадюки Никольского и обыкновенной гадюки, которые рассматриваются ими как самостоятельные виды – *V. nikolskii* и *V. berus*. Приняв во внимание предположения о стабильной скорости эволюции митохондриальной ДНК (Wilson et al., 1985 и др.) – 2,5% на 1 млн. лет – они, Ефимов с соавторами (2008б), полагают, что дивергенция гадюк Никольского и обыкновенной началась около 700–750 тыс. лет назад (1,8%). Гадюка Никольского заняла лесостепную зону южнее 52–54° с.ш., а обыкновенная – зону широколиственных лесов, а затем проникла далее на север и восток. Первая эволюционировала в относительно стабильных экологических условиях, а вторая – в условиях циклически меняющегося климата. Дивергенция и экологическая сегрегация двух форм продолжалась и в голоценовый период. В основе механизмов адаптации и дифференциации этих гадюк в зонах симпатрического обитания предположительно лежит биотопическая приуроченность. При этом сообщается, что гадюка Никольского крайне редко встречается на водораздельных пространствах, она, в частности, связана с пойменными ландшафтами долин малых рек Волжского и Донского бассейнов, а обыкновенная гадюка предпочитает смешанные леса с полянами, болота не только в речных долинах, но и на их водоразделах. Однако в границах указанной Ефимовым и соавторами (2008б) зоны вероятной гибридизации (*V. berus* × *V. nikolskii*), которая захватывает и запад Самарской области, отмечаются особи с признаками гибридогенного характера (по микросателлитному локусу). Это комментируется следующим образом: «Данное обстоятельство свидетельствует о возможности гибридизации между *V. nikolskii* и *V. berus* в ситуациях, когда экологические ниши видов хоть и незначительно перекрываются в пространственном отношении, а также в ходе расселения рептилий» (с. 151). Исходя, в частности, из того, что некоторые экземпляры гадюк из Тульской области и Республики Мордовия содержали высокоспецифичный для гадюки Никольского аллель размером 152 нуклеотидных последовательностей, Р.В. Ефимов и соавторы (2008б) указывают на тенденцию *V. nikolskii* к расселению на север.

А.М. Никольский (1916) предполагает, что степная гадюка имеет азиатское происхождение: «К числу выходцев из Азии в фауне Европейской России надо относить степную гадюку (*C. renardi*), которая возникла где-нибудь в пустынях Турана и переселилась оттуда в степи южной России» (с. 294). В.И. Гаранин (1983) считает степную гадюку «пришедшей из Азии» (с. 34), В.Ф. Хабибуллин (2001) – «из Западной Азии» (с. 34). По мнению В.А. Киреева (1982, 1987) и М.Ф. Тертышниковой (1992, 2002), степная гадюка относится к видам европейского происхождения. Е.Г. Накаренко (2002) отмечает происхождение этой змеи как средиземноморское. По оценке иммунологических расстояний (Nilson, Andrén, 2001), *V. renardi* отделилась от армянской степной гадюки *V. eriwanensis*, обитающей сейчас в Армении и Северо-Восточной Турции, около 1,5 млн. лет назад, т.е. в начале плейстоцена.

И.С. Башкиров (1935) высказывает предположение, что популяция гадюки *Vipera renardi* из окрестностей устья Камы в Спасском районе Татарии является третичным реликтом. Автор пишет, что в третичный период «Акчагыл здесь кончался и был совсем мелким, благодаря чему должны были оставаться острова, на которых и уцелели плиоценовые формы. Степная гадюка этого „острова“ уже по окраске отличается от типичной *V. renardi*, ничем с этой стороны не разнясь от *V. b. berus* L., а в некоторой части популяции даже и от *V. berus* aber. *prester* Lep. Имеются особенности в щитках и чешуйках головы, также сближающие этих реликтовых гадюк с *V. berus*. Любопытна и повышенная плодовитость их, почти вдвое превосходящая таковую у типичной *V. renardi* – признак, также сближающий их с *V. berus*» (с. 244). Недавно популяция, населяющая Спасский район

в Татарстане, и популяции со сходной морфологией и экологией из левобережных частей Ульяновской и Самарской областей выделены в самостоятельный подвид, описанный под названием *V. renardi bashkirovi*. В описании подвида (Гаранин и др., 2004) указывается, что предположение Башкирѳва, рассматривающего названную популяцию в качестве третичного реликта, вполне сочетается с особенностями геологической истории региона.

Приведенные выше гипотезы появления и распространения видов зависят как от нововведений систематики, так и от представлений о характере плейстоценовой эпохи, меняясь в связи с этими представлениями. Большинство гипотез не учитывало палеонтологические данные, поначалу просто потому, что таких данных тогда не было, потом – по инерции. В настоящее время палеонтологических данных, хоть они и немногочисленны, уже вполне достаточно, чтобы опровергнуть хотя бы часть гипотез. Во всяком случае, с палеонтологическими данными пора считаться. Необходимо также учитывать геологическую информацию об истории развития регионов (Бакиев и др., 2007).

Рассматривая в хронологическом порядке публикации, затрагивающие историю формирования современной европейско-азиатской герпетофауны, можно отметить, что четвертичному оледенению – после его признания – стали придавать большое значение в качестве видообразующего фактора. Обратимся к литературным источникам, вышедшим из печати несколько десятилетий назад. Некоторые виды змей Евразии считались сформированными во время или после оледенения. Таким видом признавалась обыкновенная гадюка (Никольский, 1947; Гаранин, 1983). Появление же других современных видов относилось к доледниковому периоду: И.С. Башкирѳв (1935) считал узорчатого полоза *Elaphe dione* в Жигулях и степную гадюку *Vipera renardi*, обитающую близ устья Камы, третичными реликтами. «Фауна палеарктической области, в частности Европы и Сибири, есть фауна молодая; в основной своей массе она сложилась в четвертичное время, и только местами в виде некоторого количества реликтов сохранились в ней животные третичного происхождения» (Никольский, 1947, с. 3). Однако накапливающиеся палеонтологические находки показывают, что большинство современных видов возникло до четвертичного оледенения. В публикациях последних десятилетий (Боркин, 1984; Бакиев, Ратников, 2003; Ратников, 2004а, б) материковое оледенение в плейстоцене оценивается по отношению к низшим наземным позвоночным Палеарктики, включая змей, как важный ареалоформирующий фактор, а не как видообразующий.

Оледенения в течение четвертичного периода происходили неоднократно: было не менее четырех ледниковых фаз (гляциалов), разделенных межледниковьями (интергляциалами) (Чистяков и др., 2000; Никитин, 2002). Змеи исчезали на территориях, покрывавшихся ледниками, и переживали неблагоприятный период в убежищах (рефугиумах). Поскольку предшествующие оледенения занимали свои, отличные от других территории, обрамленные соответствующими перигляциальными зонами, то рефугиумы, скорее всего, не совпадали в разные ледниковые эпохи, хотя всегда были приурочены к долинам, а не к возвышенным участкам рельефа. На протяжении гляциалов наблюдались стадии потеплений, а на протяжении интергляциалов – стадии похолоданий. Современная эпоха – голоцен – считается межледниковьем (Ратников, 2004а, б).

Палеогеографическая обстановка в позднем кайнозое постоянно менялась. Изменение обстановки и связанных с ней ареалов животных, в том числе змей, продолжают и в настоящее время.

Несмотря на большое количество методов, помогающих установить родственные взаимоотношения различных форм между собой и последовательность их появления, до сих пор нет ясной картины как эволюции видов, представленных в офидиофауне Самарской области, так и формирования самой офидиофауны региона. Результаты применения различных методов, как правило, приводятся в отрыве друг от друга, что обуславливает многочисленность и нестыковку гипотез. По нашему мнению, все материалы нужно попытаться увязать между собой, причем за основу взять факты прошлого – данные палеонтологии и геологические данные об эволюции палеогеографической обстановки. Все

остальные сведения – это факты настоящего. К сожалению, ископаемых находок все еще недостаточно, и нам остается только надеяться на то, что со временем их количество будет увеличиваться.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 1. – Тольятти, 1995. – 44 с.
2. Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 2. – Тольятти, 1996. – 77 с.
3. Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 3. – Тольятти, 1999. – 90 с.
4. Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 4. – Тольятти, 2000. – 79 с.
5. Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 5. – Тольятти, 2001. – 112 с.
6. Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 6. – Тольятти, 2003. – 118 с.
7. Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 7. – Тольятти, 2004. – 167 с.
8. Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 8. – Тольятти, 2005. – 216 с.
9. Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 9. – Тольятти, 2006. – 198 с.
10. Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 10. – Тольятти, 2007. – 204 с.
11. *Александрова Т.А.* Куйбышевская область: Эконом-географический очерк. – Куйбышев: Кн. изд-во, 1953. – 184 с.
12. *Аль-Завахра Х.А.* Змеи Татарстана: Дис. ... канд. биол. наук. – Казань, 1992. – 130 с.
13. *Аль-Завахра Х.* К систематике ужа обыкновенного // Чтения памяти Виктора Алексеевича Попова. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1997. – С. 20–24.
14. *Амелехина О.Е.* Судебно-медицинская диагностика отравлений ядом гадюки обыкновенной: Дис. ... канд. мед. наук. – СПб., 2000. – 108 с.
15. *Аммон П.Л.* Список амфибий и рептилий Тульской губ. // Тульский край. – 1928. – № 3–4 (10–11). – С. 44–52.
16. *Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л.* Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. – М.: АБФ, 1998. – 576 с.
17. *Ананьева Н.Б., Даревский И.С.* Класс Пресмыкающиеся – Reptilia / Аннотированный перечень таксонов и популяций животных, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде (Приложение 3 к Красной книге РФ) // Красная книга Российской Федерации (животные). – М.: АСТ; Астрель, 2001. – С. 853–855.
18. *Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л.* Ресурсы ядовитых змей фауны России // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами: Сб. науч. статей. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. – С. 147–157.
19. *Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г. и др.* Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). – СПб., 2004. – 232 с.
20. *Анисимова Е.В.* О географической изменчивости полового диморфизма медянки // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 9.
21. *Ардамацкая Т.Б.* Змеи – истребители птиц, гнездящихся в дуплах // Тр. проблемных и тематических совещаний. Вып. IX. Первая Всесоюзная орнитологическая конф., посвящ. памяти академика М.А. Мензбира. – Л.; М.: Изд-во АН СССР, 1960. – С. 338–341.
22. *Атаев Ч.А.* Пресмыкающиеся гор Туркменистана. – Ашхабад: Ылым, 1985. – 344 с.

23. *Бажанов В.С.* Список гадов Бузулукского и Пугачевского уезда б. Самарской губ., собранных в 1928 году // Средне-Волжская краевая станция защиты растений. Бюл. за 1926–1928 гг. – Самара: Средне-Волжское Краевое Сельхозиздательство «За сплошную коллективизацию», 1930. – С. 69.
24. *Бакиев А.Г.* Эколого-фаунистические исследования змей Среднего Поволжья, экологические основы охраны офидиофауны и рационального использования ядовитых видов в регионе: Дис. ... канд. биол. наук. – Н. Новгород, 1998. – 137+22 с.
25. *Бакиев А.Г.* Показатель пресса хищников на змей // Вторая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1999. – С. 3–4.
26. *Бакиев А.Г.* История изучения фауны рептилий Самарской области: XVIII век // Самарский край в истории России: Материалы юбил. науч. конф. – Самара, 2001. – С. 271–272.
27. *Бакиев А.Г.* Гибель пресмыкающихся от автотранспорта в Жигулевском заповеднике // Заповедное дело России: принципы, проблемы, приоритеты: Материалы Междунар. науч. конф. – Бахилова Поляна, 2003а. – Т. 1. – С. 8–10.
28. *Бакиев А.Г.* И.И. Лепехин о пресмыкающихся в «Дневных записках путешествия» // Исследования в области биологии и методики ее преподавания: Межвуз. сб. науч. тр. Вып. 3 (1). – Самара: Изд-во СГПУ, 2003б. – С. 185–196.
29. *Бакиев А.Г.* К герпетофауне островов Саратовского водохранилища // Экологические проблемы крупных рек – 3: Тез. докл. Междунар. и Молодежной конф. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003в. – С. 25.
30. *Бакиев А.Г.* Водяной уж *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) // Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю. Змеи Волжско-Камского края. – Самара: Изд-во СамНЦ РАН, 2004а. – С. 37–40.
31. *Бакиев А.Г.* Узорчатый полоз *Elaphe dione* (Pallas, 1773) // Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю. Змеи Волжско-Камского края. – Самара: Изд-во СамНЦ РАН, 2004б. – С. 45–49.
32. *Бакиев А.Г.* К истории изучения змей Самарской Луки: узорчатый полоз // Бюл. «Самарская Лука». – 2006. – № 18. – С. 177–181.
33. *Бакиев А.Г.* Змеи Волжского бассейна в питании позвоночных животных // Современная герпетология. – 2007. – Т. 7, вып. 1/2. – С. 124–132.
34. *Бакиев А.Г.* Зоопарк и региональная Красная книга (на примере рептилий Волжского бассейна) // Научные исследования в зоологических парках. Вып. 23. – Самара, 2008а. – С. 108–116.
35. *Бакиев А.Г.* О размножении змей Волжского бассейна // Вопросы герпетологии. – СПб., 2008б. – С. 31–34.
36. *Бакиев А.Г.* Размножение обыкновенного ужа *Natrix natrix* (Reptilia, Serpentes, Colubridae) на территории Волжского бассейна // Научные труды Национального парка «Смольный». Вып. 1. – Саранск; Смольный, 2008в. – С. 26–32.
37. *Бакиев А.Г.* Современная зоологическая номенклатура и систематика применительно к рептилиям Волжского бассейна, представленным в Самарском зоопарке // Научные исследования в зоологических парках. Вып. 23. – Самара, 2008г. – С. 64–71.
38. *Бакиев А.Г., Баринов В.Г., Песков А.Н. и др.* Составление видового списка пресмыкающихся Бузулукского бора и Красносамарского леса // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 2. – Тольятти, 1996а. – С. 73–74.
39. *Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю.* Змеи Волжско-Камского края. – Самара: Изд-во СамНЦ РАН, 2004. – 192 с.
40. *Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Павлов А.В., Шуришина И.В., Маленев А.Л.* Восточная степная гадюка *Vipera renardi* (Reptilia, Viperidae) в Волжском бассейне: материалы по биологии, экологии и токсинологии // Бюл. «Самарская Лука». – 2008а. – Т. 17, № 4 (26). – С. 817–845.

41. Бакиев А.Г., Гафарова Е.В. О состоянии охраны гадюк в Среднем Поволжье // Бюл. «Самарская Лука». – 1999. – № 9/10. – С. 187–190.
42. Бакиев А.Г., Гелашвили Д.Б., Маленев А.Л. и др. Технологические аспекты производства яда гадюковых змей // Материалы I гор. науч.-практ. конф. «Научно-технологические и природоохранные технологии». – Тольятти, 1994. – С. 6–7.
43. Бакиев А.Г., Иванова М.А. Земноводные и пресмыкающиеся Самарской области в коллекции Тольяттинского краеведческого музея // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 7. – Тольятти, 2004. – С. 23–24.
44. Бакиев А.Г., Кириллов А.А. Питание и гельминтофауна совместно обитающих в Среднем Поволжье змей *Natrix natrix* и *N. tessellata* (Colubridae) // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2000. – Т. 2, № 2 (4). – С. 330–333.
45. Бакиев А.Г., Кренделев В.В. Сравнение топографии внутренних органов гадюк обыкновенной и Никольского // Актуальные проблемы герпетологии: Сб. науч. тр. Вып. 3. – Тольятти, 1999. – С. 60–62.
46. Бакиев А.Г., Кривошеев В.А., Епланова Г.В., Песков А.Н., Пунько А.С. К вопросу о состоянии охраны пресмыкающихся в Самарской и Ульяновской областях // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 5. – Тольятти, 2001а. – С. 18–22.
47. Бакиев А.Г., Кривошеев В.А., Песков А.Н., Епланова Г.В., Пунько А.С. О состоянии охраны пресмыкающихся в Самарской и Ульяновской областях // Проблемы изучения и охраны биоразнообразия и природных ландшафтов Европы: Сб. тр. междунар. симпоз. – Пенза, 2001б. – С. 161–163.
48. Бакиев А.Г., Кривошеев В.А., Файзулин А.И. Низшие наземные позвоночные (земноводные, пресмыкающиеся) Самарской и Ульяновской областей: Методическое пособие для студентов. – Ульяновск: УлГУ, 2002а. – 86 с.
49. Бакиев А.Г., Кривошеев В.А., Файзулин А.И., Епланова Г.В., Песков А.Н. Земноводные и пресмыкающиеся крупных городов Самарской и Ульяновской областей // Биоразнообразие и биоресурсы Среднего Поволжья и сопредельных территорий (Сб. материалов, посвящ. 125-летию Казанского государственного педагогического университета). – Казань, 2002б. – С. 105–106.
50. Бакиев А.Г., Магдеев Д.В. К вопросу о фауне змей Самарской Луки // Бюл. «Самарская Лука». – 1995. – № 6. – С. 225–228.
51. Бакиев А.Г., Магдеев Д.В., Песков А.Н. Данные о распространении и экологии медянки в Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 2. – Тольятти, 1996б. – С. 72–73.
52. Бакиев А.Г., Маленев А.Л. Пресмыкающиеся Среднего Поволжья: Учебно-методическое пособие. – Тольятти, 1996. – 25 с.
53. Бакиев А.Г., Маленев А.Л. К обоснованию перечня пресмыкающихся для занесения в Красную книгу Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 3. – Тольятти, 1999а. – С. 62–71.
54. Бакиев А.Г., Маленев А.Л. Проблема рационального использования гадюковых змей в России: регламентация размерно-полового состава отлавливаемых для серпентариев обыкновенных гадюк // Тр. Четвертой всерос. науч.-практ. конф. «Новое в экологии и безопасности жизнедеятельности». – СПб.: Балт. гостех. ун-т, 1999б. – Т. 3. – С. 304.
55. Бакиев А.Г., Маленев А.Л. Пресмыкающиеся в Красной книге Самарской области // Биологическое разнообразие заповедных территорий: оценка, охрана, мониторинг. – М.; Самара, 2000. – С. 336–338.
56. Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Кренделев В.В. Зависимость ядопродуктивности от линейных размеров у обыкновенной гадюки // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Вып. 1. – Тольятти, 1995а. – С. 33–37.
57. Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Мурзаева С.В. Таксономический состав и некоторые морфологические особенности змей Среднего Поволжья и Самарской Луки // Самарская Лука на пороге третьего тысячелетия: Материалы к докладу «Состояние природного и

- культурного наследия Самарской Луки». – Тольятти: ИЭВБ РАН; ОСНП «Парквей», 1999а. – С. 200–203.
58. Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Песков А.Н., Гриднев Д.В. Морфологическая характеристика гадюк из лесопарковой зоны г. Самара // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 4. – Тольятти, 2000. – С. 3–8.
59. Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Песков А.Н., Гриднев Д.В., Трохименко Н.М. Змеи Среднего Поволжья и их распространение в регионе // Вопросы герпетологии. – Пушино; М.: МГУ, 2001в. – С. 22–24.
60. Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Песков А.Н., Павлов А.В., Гриднев Д.В. К вопросу о видовом статусе гадюки Никольского // Вторая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1999б. – С. 4–5.
61. Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Четанов Н.А., Зайцева О.В., Песков А.Н. Обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Reptilia, Viperidae) в Волжском бассейне: материалы по биологии, экологии и токсинологии // Бюл. «Самарская Лука». – 2008б. – Т. 17, № 4 (26). – С. 759–816.
62. Бакиев А.Г., Песков А.Н. Состояние и перспективы охраны гадюк Волжского бассейна // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 7. – Тольятти, 2004. – С. 25–34.
63. Бакиев А.Г., Песков А.Н., Вехник В.П., Магдеев Д.В., Кренделев В.В. Уточнение видового состава фауны рептилий Национального парка «Самарская Лука» и Жигулевского заповедника // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1995б. – С. 4–5.
64. Бакиев А.Г., Песков А.Н., Кучера Я., Маленев А.Л. Гадюка восточная степная, или гадюка Ренарда *Vipera renardi* (Christoph, 1861) // Красная книга Самарской области. Т. 2. Редкие виды животных. – Тольятти: ИЭВБ РАН; «Кассандра», 2009а. – С. 246.
65. Бакиев А.Г., Ратников В.Ю. История формирования ареала узорчатого полоза *Elaphe dione* и современное распространение вида в Волжском бассейне // Изв. Самар. НЦ РАН. Спец. вып. «Актуальные проблемы экологии». – 2003. – Вып. 2. – С. 313–316.
66. Бакиев А.Г., Ратников В.Ю. Современная фауна ужей (*Natrix*, Colubridae, Serpentes, Reptilia) Волжского бассейна и история ее формирования // Биологические науки Казахстана. – 2007. – № 1–2. – С. 65–71.
67. Бакиев А.Г., Ратников В.Ю., Зиненко А.И. О формировании фауны гадюк Волжского бассейна // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2007. – Т. 9, № 1. – С. 163–170.
68. Бакиев А.Г., Трохименко Н.М., Кучера Я. Уж водяной *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) // Красная книга Самарской области. Т. 2. Редкие виды животных. – Тольятти: ИЭВБ РАН; «Кассандра», 2009б. – С. 233.
69. Бакиев А.Г., Файзулин А.И. Земноводные и пресмыкающиеся Самарской области: Методическое пособие. – Самара: ОРФ «Самарская Лука», 2001. – 68 с.
70. Бакиев А.Г., Файзулин А.И. Земноводные и пресмыкающиеся Самарской области: Методическое пособие. 2-е изд. – Самара: ОРФ «Самарская Лука», 2002а. – 68 с.
71. Бакиев А.Г., Файзулин А.И. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Самарской области // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. – Н. Новгород: Международный Социально-экологический Союз; Экоцентр «Дронт», 2002б. – С. 97–132.
72. Бакиев А.Г., Файзулин А.И., Вехник В.П. Низшие наземные позвоночные (земноводные и пресмыкающиеся) Жигулевского заповедника // Бюл. «Самарская Лука». – 2003а. – № 13. – С. 238–276.
73. Бакиев А.Г., Файзулин А.И., Кривошеев В.А., Епланова Г.В., Песков А.Н. Земноводные и пресмыкающиеся, обитающие на городских территориях в Самарской и Ульяновской областях // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 6. – Тольятти, 2003б. – С. 3–9.

74. *Бакиев А.Г., Шуригина И.В., Зайцева О.В., Поклонцева А.А.* Змеи в коллекции Института экологии Волжского бассейна РАН // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2009в. – Т. 18, № 1. – С. 31–41.
75. *Банников А.Г.* Материалы по биологии земноводных и пресмыкающихся Южного Дагестана // Учен. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В.П. Потемкина. – 1954. – Т. 28, вып. 2. – С. 75–88.
76. *Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н.* Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. – М.: Просвещение, 1977. – 414 с.
77. *Банников А.Г., Даревский И.С., Рустамов А.К.* Земноводные и пресмыкающиеся СССР. – М.: Мысль, 1971. – 303 с.
78. *Банников А.Г., Дроздов Н.Н.* Семейство Гадюковые змеи (Viperidae) // Жизнь животных. Т. 4, ч. 2. Земноводные, пресмыкающиеся. – М.: Просвещение, 1969. – С. 409–431.
79. *Банников А.Г., Дроздов Н.Н.* Семейство Гадюковые змеи (Viperidae) // Жизнь животных. Т. 5. Земноводные. Пресмыкающиеся. Изд. 2-е. – М.: Просвещение, 1985. – С. 280–311.
80. *Банникова А.А.* Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих // Журн. общ. биол. – 2004. – Т. 65, № 4. – С. 278–305.
81. *Баринов В.Г.* Исследование герпетофауны Самарской Луки // Экология и охрана животных: Межвуз. сб. – Куйбышев: КГУ, 1982. – С. 116–129.
82. *Баркаган З.С.* Токсические начала змеиных ядов и патогенетические механизмы их действия // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1973. – С. 27–30.
83. *Баркаган З.С.* Отравления, вызванные укусами ядовитых животных // Справочник практического врача. – М.: Медицина, 1991. – Т. 1. – С. 328–331.
84. *Башикиров [И.С.] Ив.* О степной гадюке (*Coluber renardi* Christ.) в Татарской Республике // Тр. студ. науч. кружка «Любители природы» в г. Казани. – Казань, 1929. – Вып. 3. – С. 143–144.
85. *Башикиров И.* Реликтовые элементы в фауне Жигулей // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1935. – Т. 44, вып. 5. – С. 240–245.
86. *Безруков М.Е., Гелашивили Д.Б., Силкин А.А.* Методы токсикометрии в биомониторинге // Экологический мониторинг. Методы биомониторинга: Учебное пособие. Часть II. – Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 1995. – 272 с.
87. *Белова З.В.* Территориальное распределение обыкновенной гадюки в Дарвинском заповеднике // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1973. – С. 35–36.
88. *Бельский П.С.* Куйбышевский заповедник // Заповедники СССР. Т. I. – М.: Географгиз, 1951. – С. 280–296.
89. *Бердибаева Ж.Ш.* Пресмыкающиеся и земноводные Восточно-Казахстанской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1970. – 24 с.
90. *Бердибаева Ж.Ш.* Материалы к биологии и хозяйственному значению степной гадюки (*Vipera ursini*) // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 17.
91. Биологический энциклопедический словарь. – М.: Сов. энцикл., 1986. – 832 с.
92. *Бирюкова Е.Г., Горелов М.С., Евдокимов Л.А. и др.* Природа Самарской Луки: Учебное пособие. – Куйбышев: КГПИ, 1986. – 88 с.
93. *Бобров В.В., Варшавский А.А.* Разнообразие пресмыкающихся фауны России // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 10. – Тольятти, 2007. – С. 15–20.
94. *Богданов О.П.* Возрастные изменения водяного ужа (*Natrix tessellata* Laur.) // Докл. АН УзССР. – 1949. – № 8. – С. 38–42.
95. *Богданов О.П.* О заражении водяного ужа *Ophidascaris natricis* Jamaguti, 1935 // Тр. Ин-та зоологии и паразитологии. Т. 3. Паразитологический сборник. – Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1954. – С. 81–83.

96. *Богданов О.П.* Экология пресмыкающихся Средней Азии. – Ташкент: Наука, 1965. – 260 с.
97. *Богданов О.П.* Питание степной гадюки в окрестностях ст. Отар (Чу-Илийское междуречье) // Герпетология Средней Азии. – Ташкент: Фан, 1968. – С. 48–51.
98. *Богданов О.П.* Змеепитомники в СССР // Содержание ядовитых змей Средней Азии в неволе. – Ташкент: Фан, 1972. – С. 4–8.
99. *Божанский А.Т.* Использование климаграмм в герпетологических исследованиях на примере обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1985. – С. 32–33.
100. *Божанский А.Т.* Биология, охрана и рациональное использование обыкновенной и кавказской гадюк: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1986. – 21 с.
101. *Божанский А.Т.* Гадюка Никольского *Vipera nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986 // Красная книга Российской Федерации (животные). – М.: АСТ; Астрель, 2001. – С. 348–349.
102. *Большаков В.Н., Вершинин В.Л.* Амфибии и рептилии Среднего Урала. – Екатеринбург: УрО РАН, 2005. – 124 с.
103. *Большакова О.Е., Бакиев А.Г.* Випроциты в крови пресмыкающихся Волжского бассейна (предварительное сообщение) // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 8. – Тольятти, 2005. – С. 5–7.
104. *Боркин Л.Я.* Европейско-дальневосточные разрывы ареалов у амфибий: новый анализ проблемы // Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран / Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1984. – Т. 124. – С. 55–88.
105. *Боркин Л.Я.* Академические «физические» экспедиции (1768–1775) и становление герпетологии в России // Русско-немецкие связи в биологии и медицине: опыт 300-летнего взаимодействия. – СПб.: Санкт-Петербург. фил. Ин-та истории естествознания и техники, 2001. – С. 21–45.
106. *Боркин Л.Я.* Краткий очерк развития герпетологии в России // Московские герпетологи. – М.: Изд-во КМК, 2003. – С. 7–33.
107. *Боркин Л.Я., Даревский И.С.* Список амфибий и рептилий фауны СССР // Амфибии и рептилии заповедных территорий: Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. – М., 1987. – С. 128–141.
108. *Боркин Л.Я., Кириллов Ф.Н.* О северной границе ареала обыкновенной гадюки *Vipera berus* (L.) в Якутии // Фауна и экология амфибий и рептилий палеарктической Азии. – Л., 1981. – С. 48.
109. *Боркин Л.Я., Кревер В.Г.* Охрана амфибий и рептилий в заповедниках РСФСР // Амфибии и рептилии заповедных территорий: Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. – М., 1987. – С. 39–53.
110. *Браунер А.А.* Краткий определитель пресмыкающихся и земноводных Крыма и степной полосы Европейской России // Зап. Крымского Горного Клуба. – Одесса: Типо-Литография А.Ф. Соколовского, 1904. – № 3, 4. – С. 47–74.
111. *Брушко З.К., Фомина М.И.* Размножение степной гадюки // Ядовитые животные Средней Азии и их яды (материалы Среднеаз. конф., 1–3 октября 1968 г.). – Ташкент, 1970. – С. 138–145.
112. *Букреева О.М.* Земноводные и пресмыкающиеся // Флора и фауна заповедников. Вып. 74. Позвоночные животные заповедника «Черные земли». – М., 1998. – С. 13–17.
113. *Варенова О.Н., Ильина Н.С., Лайкова Е.Г. и др.* Царев курган: Учеб. пособие. – Самара: СамГПУ, 1999. – 64 с.
114. *Ведмедеря В.И.* О подвидах степной гадюки *Vipera ursinii* в СССР // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 29–30.

115. *Ведмедеря В.И., Грубант В.Н., Рудаева А.В.* К вопросу о названии черной гадюки лесостепи европейской части СССР // Вестн. Харьков. ун-та. – 1986. – № 288. – С. 83–85.
116. *Великов В.А., Ефимов Р.В., Завьялов Е.В. и др.* Генетическая дивергенция некоторых видов гадюк (Reptilia: Viperidae, *Vipera*) по результатам секвенирования генов НАДН-дегидрогеназы и 12S рибосомальной РНК // Современная герпетология: Сб. науч. тр. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2006. – Т. 5/6. – С. 41–49.
117. *Верещагин Н.К., Громов И.М.* Заметки по биологии рептилий в бассейне Шексны // Природа. – 1947. – № 1. – С. 71–72.
118. *Вершинин В.Л.* Амфибии и рептилии Урала. – Екатеринбург: УрО РАН, 2007. – 171 с.
119. *Вехник В.П., Саксонов С.В.* Земноводные, пресмыкающиеся и млекопитающие Ставропольского района Самарской области, нуждающиеся в охране // Проблемы охраны и рационального использования природных экосистем и биологических ресурсов. Материалы Всерос. науч.-практ. конф. – Пенза, 1998. – С. 306–309.
120. *Власов В.Ю.* Некоторые особенности поведения ужа обыкновенного в Куйбышевской области: Дипл. работа. – Куйбышев: КуГПИ, 1983. – 38 с.
121. Вопросы герпетологии. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1964. – 84 с.
122. Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1973. – 238 с.
123. Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1977. – 254 с.
124. Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1981. – 164 с.
125. Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1985. – 248 с.
126. Вопросы герпетологии. – Киев: Наук. думка, 1989. – 312 с.
127. Вопросы герпетологии. Материалы Первого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. – Пущино; М.: МГУ, 2001. – 360 с.
128. Вопросы герпетологии. Материалы Третьего съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. – СПб., 2008. – 468 с.
129. Вторая конференция герпетологов Поволжья: Тезисы докладов. – Тольятти, 1999. – 68 с.
130. *Гаврилов Н.Г., Ососков П.А.* Растительный и животный мир // Россия: Полное географическое описание нашего отечества. Настольная и дорожная книга для русских людей. Т. 6. Среднее и Нижнее Поволжье и Заволжье. – СПб.: Изд-ие А.Ф. Девриена, 1901. – С. 69–110.
131. *Ганицук С.В., Литвинов Н.А.* Сравнительная характеристика температуры тела рептилий Предуралья и Среднего Поволжья // Биоразнообразие и биоресурсы Среднего Поволжья и сопредельных территорий: Сб. материалов, посвящ. 125-летию Казанского гос. пед. ун-та. – Казань, 2002. – С. 128–129.
132. *Гаранин В.И.* К истории изучения герпетофауны Волжско-Камского края // Вопросы герпетологии. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1964. – С. 17–18.
133. *Гаранин В.И.* Амфибии и рептилии в питании позвоночных // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. Вып. 4 – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1976. – С. 86–111.
134. *Гаранин В.И.* К экологии гадюки в Татарской АССР и сопредельных участках Волжско-Камского края // Охрана природы и биогеоценология. Вып. 2. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1977. – С. 76–79.
135. *Гаранин В.И.* Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. – М.: Наука, 1983. – 175 с.
136. *Гаранин В.И.* Пресмыкающиеся // Попов В.А., Лукин А.В. Животный мир Татарии. Позвоночные. Изд. 3-е. – Казань: Таткнигоиздат, 1988. – С. 63–69.
137. *Гаранин В.И.* Возможности и перспективы сохранения офидиофауны в Волжско-Камском крае // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 1. – Тольятти, 1995а. – С. 21–27.

138. *Гаранин В.И.* К перспективам изучения герпетофауны Поволжья // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1995б. – С. 11–13.
139. *Гаранин В.И.* Рептилии // Красная книга Республики Татарстан. – Казань: Природа; Стар, 1995в. – С. 96–99.
140. *Гаранин В.И.* О границах ареалов амфибий и рептилий в Волжском бассейне // Вторая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1999. – С. 13–15.
141. *Гаранин В.И.* Иван Сергеевич Башкиров // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 4. – Тольятти, 2000. – С. 8–10.
142. *Гаранин В.И.* Три юбилея (к истории герпетологических исследований в Волжско-Камском крае // Вопросы герпетологии. – Пушкино; М.: МГУ, 2001. – С. 67–69.
143. *Гаранин В.И.* Синантропизация, экотоны и герпетофауна // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 9. – Тольятти, 2006. – С. 32–42.
144. *Гаранин В.И., Бакиев А.Г.* Библиография по земноводным и пресмыкающимся Волжского бассейна (XVIII–XX вв.). – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2002. – 127 с.
145. *Гаранин В.И., Егоров И.Я., Рябова Г.А.* Животный мир Восточного Закамья (позвоночные). – Альметьевск, 2000. – 237 с.
146. *Гаранин В.И., Павлов А.В.* Герпетология: Учебно-методическое пособие. Ч. 1. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2001. – 36 с.
147. *Гаранин В.И., Павлов А.В.* Герпетология[: Учебно-методическое пособие]. Ч. 2. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2002. – 41 с.
148. *Гаранин В.И., Павлов А.В., Бакиев А.Г.* Степная гадюка, или гадюка Ренарда *Vipera renardi* (Christoph, 1861) // Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю. Змеи Волжско-Камского края. – Самара: Изд-во СамНЦ РАН, 2004. – С. 61–90.
149. *Гаранин В.И., Ушаков В.А.* Земноводные и пресмыкающиеся устьевого участка Камы и влияние на них Куйбышевского водохранилища // Вопросы формирования прибрежных биогеоценозов водохранилищ. – М.: Наука, 1969. – С. 58–70.
150. *Гелашвили Д.Б., Исаева И.В.* Проблема стандартизации змеиных ядов как сырья для фармацевтической промышленности // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 1. – Тольятти, 1995. – С. 4–9.
151. *Гелашвили Д.Б., Силкин А.А., Безруков М.Е., Логинов В.В.* Острая токсичность яда гадюковых змей, содержащихся в Тольяттинском серпентарии // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1995. – С. 13–15.
152. *Гнучева В.Ф.* Материалы для истории экспедиций Академии Наук в XVIII и XIX веках: Хронологические обзоры и описание архивных материалов / АН СССР. Труды Архива. Вып. 4. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. – IV+310 с.
153. *Горелов М.С.* Проблема сохранения редких видов животных и некоторые пути ее решения в Среднем Поволжье // Охрана животных в Среднем Поволжье. – Куйбышев, 1988. – С. 3–14.
154. *Горелов М.С.* Земноводные и пресмыкающиеся // Природа Куйбышевской области. – Куйбышев: Кн. изд-во, 1990. – С. 365–379.
155. *Горелов М.С.* Земноводные и пресмыкающиеся Самарской области, нуждающиеся в охране (Страницы Красной книги Самарской области) // Бюл. «Самарская Лука». – 1992. – № 3. – С. 148–154.
156. *Горелов М.С.* Гадюка степная и охраняемые природные территории Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 2. – Тольятти, 1996а. – С. 47–49.
157. *Горелов М.С.* Животный мир // Самарская область. Учебное пособие. – Самара: ПО «СамВен», 1996б. – С. 53–82.
158. *Горелов М.С.* Животный мир // Самарская область. Учебное пособие. Изд. 2-е. – Самара: ЗАО «Самарский информационный концерн», 1998. – С. 39–57.

159. Горелов М.С., Ланге К.П. Охрана животного мира Куйбышевской области: Учебное пособие. – Куйбышев, 1985. – 80 с.
160. Горелов М.С., Павлов С.И., Магдеев Д.В. Состояние популяции гадюки обыкновенной на территории Самарской области // Бюл. «Самарская Лука». – 1992. – № 3. – С. 171–181.
161. Горелов Р.А. О проекте «Проходы под дорогами для мелких наземных животных» // Экологический сборник: Тр. молодых ученых Поволжья. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007. – С. 28–33.
162. Горелов Ю.К. О роли окраски пресмыкающихся // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1977. – С. 69–71.
163. Грубант В.Н., Рудаева А.В., Ведмедеря В.И. Перспективный метод выращивания обыкновенной гадюки // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1973. – С. 71–73.
164. Губернаторова И.В., Губернаторов А.Е. Земноводные и пресмыкающиеся Самарской Луки: справочное пособие. – Жигулевск: ОРФ «Самарская Лука», 2002а. – 104 с.
165. Губернаторова И.В., Губернаторов А.Е. Пресмыкающиеся Самарской Луки (справочное пособие). – Жигулевск: ЭПЦ «Самарская Лука», 2002б. – 56 с.
166. Гутиева Н.В., Чхиквадзе В.М. Гигантская лягушка из плейстоцена пещеры Окладникова (Горный Алтай) // Хроностратиграфия палеолита Северной, Центральной и Восточной Азии и Америки (Докл. междунар. симпоз.). – Новосибирск, 1990. – С. 132–134.
167. Давлятов Я.Д. Видовые и внутривидовые особенности в спектре и свойстве ядов змей // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 45–46.
168. Давлятов Я.Д. Некоторые результаты изучения изменчивости ядов змей // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1985. – С. 65.
169. Даниелян Ф.Д., Сатурян Г.Г. Сезонная и суточная активность степной гадюки в условиях Армении // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1977. – С. 76–77.
170. Давыдов С. Дендрологический парк имени 60-летия Всероссийского общества охраны природы в городе Сызрани // «Зеленая книга» Поволжья: Охраняемые природные территории Самарской области. – Самара: Кн. изд-во, 1995. – С. 118–120.
171. Даревский И.С. Семейство Ужеобразные змеи (Colubridae) // Жизнь животных. Т. 5. Земноводные. Пресмыкающиеся. Изд. 2-е. – М.: Просвещение, 1985. – С. 280–311.
172. Даркшевич Я. Бузулукский бор (Научно-популярная монография). – Чкалов: Кн. изд-во, 1953. – 88 с.
173. Даркшевич Я.Н. В Бузулукском бору // По родному краю (краеведческие очерки). – Чкалов: Кн. изд-во, 1954. – С. 99–109.
174. Даркшевич Я. В Бузулукском бору // По родному краю (Сборник краеведческих очерков). Изд. 2. – Чкалов: Кн. изд-во, 1956. – С. 173–186.
175. Даркшевич Я.Н., Кнорре Е.П., Лаченков С.Т. Бузулукский бор. – Чкалов, 1940. – 17 с.
176. [Двигубский И.А.] Изображения и описания животных Российской империи, издаваемые Иваном Двигубским. № 8. – М.: Унив. тип., 1817. – 27 с.
177. Двигубский И. Опыт естественной истории всех животных Российской Империи. [Т. 4]. Гады, или животныя пресмыкающиеся. – М.: Унив. тип., 1832. – 48 с.
178. Десятков В.Л. Линька у змей // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1977. – С. 80–82.
179. Доценко И.Б. Каталог коллекций Зоологического музея ННПМ НАН Украины. Змеи. – Киев: Зоомузей ННПМ НАН Украины, 2003. – 86 с.
180. Доценко И.Б. О коллекциях рептилий А.А. Браунера в зоологическом музее ННПМ НАН Украины // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 7. – Тольятти, 2004. – С. 60–70.
181. Дробенков С.М. Сравнительная оценка трофо-функциональной роли рептилий в различных типах экосистем Беларуси: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Минск: Ин-т зоол. АН Беларуси, 1996. – 20 с.

182. Дробенков С.М. Экология и социальная организация популяции гадюки обыкновенной (*Vipera berus*) в зимний период // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 5. – Тольятти, 2001. – С. 45–50.
183. Дробенков С.М. Величина пищевого рациона и сезонная динамика трофической активности гадюки обыкновенной (*Vipera berus*) // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 8. – Тольятти, 2005. – С. 18–25.
184. Дрягин П.А. Рептилии и амфибии Вятского края // Тр. Вят. пед. ин-та им. В.И. Ленина. – Вятка, 1926. – Т. 1. – С. 113–155.
185. Дубинина М.Н. Динамика паразитофауны ужей приморской части дельты Волги // Тр. ЗИН АН СССР. – 1953. – Т. 13. – С. 171–190.
186. Дунаев Е.А., Орлова В.Ф. Разнообразие змей (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). – М.: Изд-во Моск. ун-та, 2003. – 376 с.
187. Евланов И.А. Основные направления в изучении паразитов рептилий // Вторая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1999. – С. 17–18.
188. Евланов И.А., Кириллов А.А., Чихляев И.В., Гузова Н.Ю., Жильцова Л.В. Паразиты позвоночных животных Самарской области. Часть I: Систематический каталог (методическое пособие). – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2001. – 75 с.
189. Евланов И.А., Кириллов А.А., Чихляев И.В., Гузова Н.Ю., Жильцова Л.В. Паразиты позвоночных животных Самарской области. Часть II: Распределение паразитов по видам хозяев (методическое пособие). – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2002. – 20 с.
190. Евланов И.А., Маленев А.Л., Бакиев А.Г. и др. Узловые моменты в изучении паразитофауны рептилий Волжского бассейна // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1995. – С. 17–18.
191. Емельянов М.А. Жигули и «кругосветка». – Куйбышев: Куйбышев. краевое изд-во, 1936. – 319 с.
192. Ермаков О.А. Земноводные и пресмыкающиеся Пензенской области: Методические рекомендации. – Пенза, 1997. – 40 с.
193. Ефимов Р.В., Завьялов Е.В., Помазенко О.А., Табачишин В.Г. Особенности генетической структуры популяций гадюк Никольского (*Vipera nikolskii*) и обыкновенной (*Vipera berus*) в зонах их симпатрического обитания в Поволжье // Бюл. «Самарская Лука». – 2008а. – Т. 17, № 4 (26). – С. 718–722.
194. Ефимов Р.В., Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. Сравнительная генетическая характеристика поволжских популяций обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) и гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*) по результатам секвенирования генов 12S рибосомной РНК и цитохромоксидазы III // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 10. – Тольятти, 2007. – С. 56–60.
195. Ефимов Р.В., Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. Аспекты экологической сегрегации и технология видовой идентификации гадюковых змей (Reptilia: Viperidae, *Vipera*) в Поволжье на основе генотипирования // Поволжский экол. журн. – 2008б. – № 2. – С. 147–153.
196. Ефремов П.Г. Класс пресмыкающиеся // Животный мир Марийской АССР. Наземные позвоночные: земноводные, пресмыкающиеся, млекопитающие. – Йошкар-Ола: Мар. кн. изд-во, 1984. – С. 30–36.
197. Жаркова В.К. Пресмыкающиеся // Животный мир Рязанской области (материалы к фауне Рязанской области). – Рязань, 1971. – С. 55–58.
198. Жуков В.П. К экологии узорчатого полоза: Дипл. работа. – Куйбышев: КуГУ, 1986. – 41 с.
199. Жуков В.П. Изменчивость щиткования у узорчатого полоза (*Elaphe dione*) на Самарской Луке // Бюл. «Самарская Лука». – 1992. – № 3. – С. 191–193.
200. Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В. Современное распространение и морфологическая характеристика степной гадюки (*Vipera ursinii*) в Поволжье // Вопросы герпетологии. – Пушино; М.: МГУ, 2001. – С. 101–104.

201. *Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В.* Узорчатый полоз (*Elaphe dione* Pallas 1773) в европейской части России // Фауна и экология животных: Межвуз. сб. науч. тр. Вып. 3. – Пенза: ПГПУ, 2002. – С. 54–66.
202. *Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В. и др.* Фондовые коллекции в системе мониторинга герпетофауны / Каталогизация зоологических коллекций. Вып. 2. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2006. – 96 с.
203. *Зайцева О.В.* Полипептидный состав ядовитого секрета некоторых видов гадюк // Экологический сборник 2: Тр. молодых ученых Поволжья. – Тольятти: ИЭВБ РАН; «Кассандра», 2009. – С. 226–229.
204. *Зайцева О.В., Шуришина И.В., Маленев А.Л., Бакиев А.Г.* Ферментативные активности яда обыкновенной гадюки из двух популяций Среднего Поволжья // Материалы науч. конф. «Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики». – Тольятти: ВУиТ, 2007. – С. 98–103.
205. *Затока А.Л.* Об оборонительном поведении обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1985. – С. 76–77.
206. *Захаров А.М.* Строение и функционирование ядовитой железы у среднеазиатских змей семейства гадюковых // Вопросы герпетологии и токсикологии змеиных ядов. – Ташкент: Наука, 1966. – С. 43–46.
207. *Захаров А.М.* Ядовитый аппарат и действие яда гадюк и кобр // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1977. – С. 92–93.
208. *Зерова Г.А., Чхиквадзе В.М.* Обзор кайнозойских ящериц и змей СССР // Изв. АН ГССР. Сер. биол. – 1984. – Т. 10, № 5. – С. 319–326.
209. *Зиненко А.И.* Особенности морфологии *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) и *Vipera nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986 – следствие интрогрессивной гибридизации? // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конф. – Тольятти, 2003. – С. 20–22.
210. Змеи Восточной Европы: Материалы международной конференции. – Тольятти, 2003. – 96 с.
211. [*Зябловский Е.*] Землеписание Российской империи для всех состояний Санктпетербургского Педагогического Института Ординарного Профессора Евдокима Зябловского. Ч. IV. – СПб., 1810. – 466 с.
212. *Ивантер Э.В., Коросов А.В.* Земноводные и пресмыкающиеся. 3 изд. – Петрозаводск: ПетрГУ, 2002. – 160 с.
213. *Калябина С.А., Йогер У., Орлов Н.Л., Винк М.* Филогения и систематика гадюковых змей комплекса «*Vipera berus*» // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конф. – Тольятти, 2003. – С. 22–24.
214. *Калябина-Хауф С.А., Ананьева Н.Б.* Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц, *Lacerta agilis* L. 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома *b*) // Тр. ЗИН РАН. – 2004. – Т. 302. – 108 с.
215. [*Кармышев*] *Кармышев Ю.В.* Плазуни півдня степової зони України (поширення, мінливість, систематика та особливості біології): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – Київ, 2002. – 20 с.
216. *Кизерицкий В.А.* Водяной уж на Средней Волге // Природа. – 1939. – № 3. – С. 71–72.
217. *Киреев В.А.* Земноводные и пресмыкающиеся Калмыкии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Киев: Ин-т зоол. АН УССР, 1982. – 20 с.
218. *Киреев В.А.* Животный мир Калмыкии. Земноводные и пресмыкающиеся. – Элиста: Калм. кн. изд-во, 1983. – 112 с.
219. *Киреев В.А.* История формирования герпетофауны Калмыкии и ее зоогеографические особенности // Проблемы региональной фауны и экологии животных: Сб. науч. тр. – Ставрополь, 1987. – С. 59–64.

220. Кириллов А.А. Фауна гельминтов пресмыкающихся Самарской области // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2000. – Т. 2, № 2. – С. 324–329.
221. Кириллов А.А. Гельминты пресмыкающихся Среднего Поволжья (фауна, экология, биоиндикация): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2002. – 19 с.
222. Кириллов А.А. Влияние пола хозяина на состав гельминтов обыкновенного ужа *Natrix natrix* L. // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 7. – Тольятти, 2004. – С. 84–87.
223. Кириллов А.А. Эколого-фаунистический анализ гельминтов офидиофауны Среднего Поволжья // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 9. – Тольятти, 2006. – С. 74–81.
224. Кириллов А.А., Бакиев А.Г. К изучению гельминтофауны гадюковых (Viperidae) Среднего Поволжья // Бюл. «Самарская Лука». – 2003. – № 13. – С. 331–336.
225. Кириллов А.А., Бакиев А.Г., Песков А.Н. Сезонная динамика состава гельминтов обыкновенной гадюки // Третья конференция герпетологов Поволжья: Материалы регион. конф. – Тольятти, 2003а. – С. 28–29.
226. Кириллов А.А., Евланов И.А. Особенности формирования гельминтофауны обыкновенного ужа *Natrix natrix* в зависимости от размерной структуры // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 3. – Тольятти, 1999а. – С. 73–76.
227. Кириллов А.А., Евланов И.А. Особенности функционирования сообщества гельминтов обыкновенного ужа *Natrix natrix* в последующие друг за другом годы // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 3. – Тольятти, 1999б. – С. 71–73.
228. Кириллов А.А., Евланов И.А. Характеристика гельминтофауны обыкновенного и водяного ужей Самарской Луки // Самарская Лука на пороге третьего тысячелетия: Материалы к докладу «Состояние природного и культурного наследия Самарской Луки». – Тольятти: ИЭВБ РАН; ОСНП «Парквей», 1999в. – С. 204–205.
229. Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. Паразитирование у рептилий Самарской области гельминтов, свойственных другим животным // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 10. – Тольятти, 2007. – С. 70–72.
230. Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю., Чихляев И.В. Биоценотические связи гельминтов позвоночных животных юга Среднего Поволжья // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2008. – Т. 10, № 5/1. – С. 187–195.
231. Кириллов А.А., Песков А.Н., Бакиев А.Г. Новые данные о гельминтах обыкновенной и степной гадюк // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конф. – Тольятти, 2003б. – С. 30–33.
232. Кириллов А.А., Чихляев И.В., Евланов И.А. Исследования гельминтов амфибий и рептилий в Самарской области // Самарский край в истории России: Материалы юбил. науч. конф. – Самара, 2001. – С. 278–281.
233. Кириллов А.А., Чихляев И.В., Евланов И.А. Итоги изучения гельминтов низших наземных позвоночных Среднего Поволжья // Третья конференция герпетологов Поволжья: Материалы регион. конф. – Тольятти, 2003в. – С. 29–31.
234. Климов С.М., Александров В.Н. Редкие животные Липецкой области. – Липецк, 1992. – 108 с.
235. Климов С.М., Климова Н.И., Александров В.Н. Земноводные и пресмыкающиеся Липецкой области. Изд. 2-е. – Липецк: ЛипГПИ, 2000. – 82 с.
236. Ковалевский А.П. Книга Ахмеда Ибн-Фадлана о его путешествии на Волгу в 921–922 гг. – Харьков: Изд-во Харьков. ун-та, 1956. – 348 с.
237. Копылов П.Е., Бакиев А.Г. Об укусах людей гадюками в Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 5. – Тольятти, 2001. – С. 57–62.

238. *Корнева Л.Г.* Биология размножения змей и их эмбриональное развитие в связи со способом усвоения зародышем питательных веществ яйца: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Ташкент, 1969. – 18 с.
239. *Корнева Л.Г.* Межвидовые и внутривидовые различия в дифференцировке зародышей рептилий на стадии откладки // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1973. – С. 102–103.
240. *Корнева Л.Г.* О влиянии экологических условий на эмбрионов стадии откладки узорчатого полоза (*Elaphe diene*) // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 70–71.
241. *Коросов А.В.* Развитие системного подхода к изучению островных популяций животных (на примере обыкновенной гадюки, *Vipera berus* L.): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Петрозаводск: ПетрГУ, 2000. – 51 с.
242. *Коросов А.В.* Имитация терморегуляторного поведения гадюки // Математические методы в экологии: Тез. докл. Всерос. науч. шк. – Петрозаводск, 2001. – С. 158–159.
243. *Коросов А.В.* Анализ смертности в островных популяциях обыкновенной гадюки // Современная герпетология: Сб. науч. тр. – Саратов, 2005. – Т. 3/4. – С. 71–83.
244. *Коросов А.В.* Нагревание и остывание живой крупной гадюки *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 9. – Тольятти, 2006. – С. 88–108.
245. *Коросов А.В., Ивантер Э.В.* Изменчивость фенологических явлений в жизни гадюки в условиях Карелии // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конф. – Тольятти, 2003. – С. 34–35.
246. *Коросов А.В., Фомичев С.Н.* Структура трофических отношений в островном зооценозе: доминирование обыкновенной гадюки // Вопросы герпетологии. – СПб., 2008. – С. 191–197.
247. *Косарева Н.А.* Рептилии юга Сталинградской области (Предварительное сообщение) // Учен. зап. Сталингр. гос. пед. ин-та им. А.С. Серафимовича. Вып. 2. Зоология, ботаника, химия. – Сталинград: Облкнигоиздат, 1950. – С. 227–240.
248. *Косов С.В., Шкляр Л.П.* К экологии обыкновенного ужа в Белоруссии // Вопросы герпетологии – Л.: Наука, 1981. – С. 72.
249. *Котенко Т.И.* О степной гадюке (*Vipera ursinii renardi*) на юге Украины // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 73.
250. *Котенко Т.И.* Термобиология // Разноцветная ящурка. – Киев: Наук. думка, 1993. – С. 120–142.
251. *Котенко Т.И., Кукушкин О.В.* Особенности распространения змей на Крымском полуострове. Часть 1 // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конф. – Тольятти, 2003. – С. 35–41.
252. *Красавцев Б.А.* О питании некоторых змей в Дагестане // Известия 1-го и 2-го СКПИ. – Орджоникидзе, 1934. – Т. 2/11. – С. 221–222.
253. *Красавцев Б.А.* Исследование питания амфибий и рептилий: Дис. ... канд. биол. наук. – М., 1938. – 162 с.
254. Красная книга Российской Федерации (животные). – М.: АСТ; Астрель, 2001. – 860 с.
255. Красная книга Самарской области. Т. 2. Редкие виды животных. – Тольятти: ИЭВБ РАН; «Кассандра», 2009. – 332 с.
256. *Кривошеев В.А.* Эколого-фаунистическая характеристика низших наземных позвоночных Ульяновской области и рекомендации по сохранению их разнообразия: Дис. ... канд. биол. наук. – Ульяновск, 2002. – 206 с.
257. *Кривошеев В.А.* Кадастр фауны: амфибии и рептилии Ульяновской области. Экология и охрана. – Ульяновск: УлГУ, 2006. – 234 с.

258. *Кривошеев В.А.* Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия амфибий и рептилий Среднего Поволжья // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2008. – Т. 10, № 2. – С. 325–332.
259. *Кривошеев В.А., Пунько А.С., Салтыкова О.Г.* Земноводные и пресмыкающиеся Ульяновской области: Методическое пособие. – Ульяновск: Общественное экологическое представительство «СИМБИОЗ», 2001. – 56 с.
260. *Крюков Р.В.* К вопросу о мимикрии у симпатически обитающих *Elaphe dione* (Pall.) и видов рода *Agkistrodon* в Государственном природном биосферном заповеднике «Саяно-Шушенский» // Убсу-Нурская котловина как индикатор биосферных процессов в Центральной Азии: Материалы 8-й Междунар. Убсу-Нурского симпоз. – Кызыл, 2004. – С. 134–136.
261. *Кубанцев Б.С., Уварова В.Я., Косарева Н.А.* Животный мир Волгоградской области. Наземные позвоночные животные. – Волгоград: Кн. изд-во, 1962. – 192 с.
262. *Кудрявцев С.В., Мамет С.В.* Ядовитые змеи: доступно о главном. – М.: Книжный дом «Университет», 1998. – 43 с.
263. *Кудрявцев С.В., [Мамет] Мамед С.В., Фролов В.Е.* Рептилии в террариуме. – М.: Хоббикнига; Сельская Новь, 1995. – 253 с.
264. *Кудрявцев С.В., Фролов В.Е., Королев А.В.* Террариум и его обитатели. – М.: Лесн. пром-сть, 1991. – 350 с.
265. *Кузнецов В.А.* Астатичность факторов среды как экологический оптимум для гидробионтов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Саратов, 2005. – 44 с.
266. *Кузьмин С.Л., Семенов Д.В.* Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. – 139 с.
267. *Кукушкин О.В., Котенко Т.И.* Особенности распространения змей на Крымском полуострове. Часть 2 // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конф. – Тольятти, 2003. – С. 41–45.
268. *Кунаков М.Е.* Животный мир Калужской области. – Тула: Приок. кн. изд-во, 1979. – 168 с.
269. *Куранова В.Н., Зинченко В.К.* Популяционные отличия показателей биопродуктивности обыкновенной гадюки юго-востока Западной Сибири // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1985. – С. 118–119.
270. *Куранова В.Н., Зинченко В.К.* Распространение, численность и размножение обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) юго-востока Западной Сибири // Биопродуктивность и биоценотические связи наземных позвоночных юго-востока Западной Сибири. – Томск, 1989. – С. 20–35.
271. *Куранова В.Н., Колбинцев В.Г.* Биология обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Томской области // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 80–81.
272. *Лада Г.А.* Линька и сезонная активность питания обыкновенной гадюки в Тамбовской области // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 82.
273. *Лазарева О.Г.* Змеи Ивановской области: численность, распределение, краткий морфологический и биологический очерк // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 6. – Тольятти, 2003. – С. 63–70.
274. *Ларионов П.Д.* К экологии обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Якутии // Зоол. журн. – 1977. – Т. 56, № 6. – С. 219–223.
275. *[Лепехин И.И.]* Дневные записки путешествия доктора и Академии Наук адъютанта Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства, 1768 и 1769 году. [Ч. 1]. – СПб., 1771. – [VIII]+538 с.
276. *[Лепехин И.И.]* Продолжение дневных записок путешествия академика и медицины доктора Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства в 1770 году. [Ч. 2]. – СПб., 1772. – [VI]+338 с.
277. *Лепин А.Т.* Обзор амфибий и рептилий Жигулевского заповедного участка. – [1939]. – 7 с.

278. *Лепин А.Т.* Амфибии и рептилии Жигулевского заповедного участка // Социально-экологические проблемы Самарской Луки. – Куйбышев, 1990. – С. 149–152.
279. *Литвинов Н.А.* Термобиологические исследования // Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю. Змеи Волжско-Камского края. – Самара: Изд-во СамНЦ РАН, 2004. – С. 109–146.
280. *Литвинов Н.А.* Температурные условия обитания степной гадюки *Vipera renardi* в весеннее время в песках Волго-Ахтубинской дельты // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 8. – Тольятти, 2005. – С. 111–116.
281. *Литвинов Н.А.* Темная окраска рептилий как термоадаптация // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 10. – Тольятти, 2007. – С. 83–88.
282. *Литвинов Н.А., Ганищук С.В.* О четырех видах рептилий в Камском Предуралье // Изучение и охрана биологического разнообразия природных ландшафтов Русской равнины: Материалы Междунар. науч. конф. – Пенза, 1999а. – С. 233–237.
283. *Литвинов Н.А., Ганищук С.В.* Экология амфибий и рептилий Пермской области // Региональный компонент в преподавании биологии, валеологии, химии: Сб. науч.-метод. работ. – Пермь: ПГПУ, 1999б. – С. 18–41.
284. *Литвинов Н.А., Ганищук С.В.* Термобиология змей Волжско-Камского края // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конф. – Тольятти, 2003. – С. 50–53.
285. *Литвинов Н.А., Ганищук С.В.* Микроклиматические условия обитания рептилий Волжского бассейна // Вопросы герпетологии. – СПб., 2008. – С. 242–246.
286. *Литвинов Н.А., Ганищук С.В.* Термобиология обыкновенной гадюки (*Vipera berus*, Reptilia, Serpentes) в Волжском бассейне // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2009. – Т. 11, № 1. – С. 89–95.
287. *Литвинов Н.А., Ганищук С.В., Воробьева А.С. и др.* Новые материалы по биологии земноводных и пресмыкающихся Пермского края // Региональный компонент в преподавании биологии, валеологии, химии: межвуз. сб. науч. и науч.-метод. работ. Вып. 4. – Пермь: ПГПУ, 2006. – С. 32–41.
288. *Магдеев Д.В.* Адаптивное поведение степной гадюки на границе ареала // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1995. – С. 35–37.
289. *Магдеев Д.В.* Анализ состояния популяций амфибий и рептилий Самарской Луки // Самарская Лука на пороге третьего тысячелетия: Материалы к докладу «Состояние природного и культурного наследия Самарской Луки». – Тольятти: ИЭВБ РАН; ОСНП «Парквей», 1999. – С. 191–200.
290. *Магдеев Д.В.* Медянка обыкновенная *Coronella austriaca* Laurenti, 1768 // Красная книга Самарской области. Т. 2. Редкие виды животных. – Тольятти: ИЭВБ РАН; «Кассандра», 2009. – С. 244.
291. *Магдеев Д.В., Бакиев А.Г.* Изучение фауны гадюк Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии. Вып. 1. – Тольятти, 1995. – С. 38–40.
292. *Магдеев Д.В., Дегтярев А.И.* Биология, распространение степной гадюки (*Vipera ursini renardii*) в Самарской области и ее разведение в Самарском зоопарке // Научные исследования в зоологических парках. Вып. 15. – Самара, 2002. – С. 93–99.
293. *Магдеев Д.В., Павлов С.И.* Использование *Vipera ursini* в качестве индикатора состояния степных биотопов // Региональные эколого-фаунистические исследования как научная основа фаунистического мониторинга: Тез. докл. науч.-практ. конф. – Ульяновск: УлГПУ, 1995. – С. 173–174.
294. *Макеев В.М.* Охрана ядовитых змей в СССР и перспективы рационального использования их запасов // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 86–87.
295. *Маленев А.Л., Бакиев А.Г., Зайцева О.В., Шуришина И.В.* Протеолитическая активность и пептидный состав яда самцов и самок обыкновенной гадюки из Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 10. – Тольятти, 2007а. – С. 94–100.

296. Маленев А.Л., Бакиев А.Г., Зайцева О.В., Шуришина И.В. Токсичность яда обыкновенных гадюк из различных пунктов ареала // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2007б. – Т. 9, № 1. – С. 259–261.
297. Маленев А.Л., Бакиев А.Г., Зайцева О.В., Шуришина И.В., Зиненко А.И. Протеолитическая активность яда обыкновенных гадюк из некоторых популяций России и Украины // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2007в. – Т. 9, № 4. – С. 1040–1044.
298. Маленев А.Л., Бакиев А.Г., Песков А.Н. Содержание и эксплуатация обыкновенной гадюки в Тольяттинском серпентарии (итоги экспериментальной работы) // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2000. – Т. 2, № 2. – С. 334–338.
299. Маленев А.Л., Бакиев А.Г., Песков А.Н., Вехник В.П. Гадюка обыкновенная *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) // Красная книга Самарской области. Т. 2. Редкие виды животных. – Тольятти: ИЭВБ РАН; «Кассандра», 2009а. – С. 247.
300. Маленев А.Л., Бакиев А.Г., Шуришина И.В., Зайцева О.В. Протеолитическая активность нативного и сухого яда самцов и самок обыкновенной гадюки // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 9. – Тольятти, 2006а. – С. 118–122.
301. Маленев А.Л., Зайцева О.В., Бакиев А.Г., Ручин А.Б., Рыжов М.К. Активность ферментов и пептидный состав ядовитого секрета обыкновенных гадюк, обитающих в Республике Мордовия // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных: Материалы II Междунар. науч. конф. – Саранск: Тип. ООО «Мордовия-ЭКСПО», 2009б. – С. 104–106.
302. Маленев А.Л., Зайцева О.В., Шуришина И.В., Наумкина Н.А., Павлов А.В. Токсичность и биохимические свойства яда обыкновенной гадюки *Vipera berus* из Республики Татарстан // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 9. – Тольятти, 2006б. – С. 123–126.
303. Маленев А.Л., Песков А.Н., Бакиев А.Г., Кренделев В.В. Тематическая зооэкспозиция в школе // Экологическое образование в целях устойчивого развития: Тез. докл. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1996. – С. 46–47.
304. Мальчевский А.С. Фауна позвоночных животных узких полезационных лесных полос Заволжья (с точки зрения сложения биоценозов и значения их изменения): Дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1941. – 286 с.
305. Маньковский К.В. Особенности распространения и некоторые вопросы экологии обыкновенной гадюки в Красно-Самарском лесничестве: Дипл. работа. – Куйбышев: КГУ, 1980. – 35 с.
306. Марков Г.С., Косарева Н.А., Кубанцев Б.С. Материалы по экологии и паразитологии ящериц и змей в Волгоградской области // Паразитические животные. – Волгоград, 1969. – С. 198–220.
307. Маркузе В.К. Значение ужей в нерестово-выростных хозяйствах дельты Волги // Вопр. ихтиологии. – 1964. – Т. 4, вып. 4. – С. 736–745.
308. Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. – Н. Новгород: Международный Социально-экологический Союз; Экоцентр «Дронт», 2002. – 221 с.
309. Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание четвертое. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. – 223 с.
310. Мильков Ф.Н. Среднее Поволжье: Физико-географическое описание. – М.: Изд-во АН СССР, 1953. – 262 с.
311. Мильто К.Д. О распространении обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) на севере европейской части России // Современная герпетология: Сб. науч. тр. – Саратов, 2003а. – Т. 2. – С. 100–123.
312. Мильто К.Д. Распространение и морфологические особенности черной лесостепной гадюки // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конф. – Тольятти, 2003б. – С. 56–57.

313. *Мориц Л.Д.* О змеях Северного Кавказа // Любитель природы. – 1916. – № 1–2. – С. 1–21.
314. *Морозенко Н.В.* Эколого-морфологическая структура и фенетический анализ популяций обыкновенного ужа (*Reptilia; Colubridae, Natrix natrix*) Нижнего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Саратов, 2003. – 19 с.
315. *Муратов С.Р., Гаранин В.И., Аль-Завахра Х.* К вопросу о роли рептилий в миграции химических элементов // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1995. – С. 40–41.
316. *Мурзаева С.В., Маленев А.Л., Бакиев А.Г.* Различия в протеолитической активности яда обыкновенных гадюк из разных пунктов ареала // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1995. – С. 37–38.
317. *Мурзаева С.В., Маленев А.Л., Бакиев А.Г.* Протеолитическая активность яда гадюковых змей, содержащихся в неволе // Прикладная биохимия и микробиология. – 2000. – Т. 36, № 4. – С. 488–491.
318. *Мурзаева С.В., Маленев А.Л., Бакиев А.Г., Миронова Г.Д.* Перспективы использования ядов змей в медицинской практике // Успехи современного естествознания. – 2008. – № 7.
319. *Мухелишвили Т.А.* Пресмыкающиеся Восточной Грузии. – Тбилиси: Мецниереба, 1970. – 244 с.
320. *Назаренко В.А., Осипова В.Б.* Земноводные и пресмыкающиеся Ульяновской области // Вторая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1999. – С. 39–41.
321. *Накаренок Е.Г.* Экологические аспекты формирования герпетофауны северного Прикаспия и тенденции ее современного развития: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Н. Новгород, 2002. – 23 с.
322. *Нарбаева С.П.* Пресмыкающиеся у юннатов // Удивительный мир пресмыкающихся. – М.: Научный мир, 2003. – С. 231–243.
323. *Наумкина Н.А., Павлов А.В.* Медицинское значение обыкновенной гадюки на территории РТ // Вестн. Тат. отд-ния Рос. экол. акад. – 2006. – № 2 (28). – С. 47–50.
324. *Наумкина Н.А., Павлов А.В.* Анализ частоты случаев укусов людей гадюками на территории Республики Татарстан за 2005–2006 гг. // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 10. – Тольятти, 2007. – С. 108–110.
325. *Никитенко М.Ф.* Пресмыкающиеся Советской Буковины // Животный мир Советской Буковины. – Черновцы, 1959. – С. 134–159.
326. *Никитин Е.А.* Плейстоценовые отложения и образование рельефа Самарской области. – Самара, 2002. – 120 с.
327. *Никольский А.М.* Гады и рыбы. Библиотека естествознания. – СПб.: Акц. о-во Брокгауз-Ефрон, 1902. – 874 с.
328. *Никольский А.М.* Пресмыкающиеся и земноводные Российской империи. (*Herpetologia rossica*) // Зап. Имп. Акад. Наук. VIII серия. Физ.-матем. отд. – [1906] 1905. – Т. XVII, № 1. – 518 с.
329. *Никольский А.М.* Определитель пресмыкающихся и земноводных Российской Империи. – Харьков: Рус. тип. и литогр., 1907. – 182 с.
330. *Никольский А.М.* Фауна России и сопредельных стран: Пресмыкающиеся (*Reptilia*). Т. 2. Ophidia. – Петроград, 1916. – 350 с.
331. *Никольский А.М.* Роль ледникового периода в истории фауны палеоарктической области // Бюл. МОИП. Отд. биол. – Т. 52, вып. 5. – 1947. – С. 3–14.
332. *Носкова О.Л.* Иоганн Петер Фальк – последователь Карла Линнея в России // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2007. – Т. 9, № 4. – С. 1103–1106.
333. *Окороков В.И.* Животный мир // Природа Челябинской области. – Челябинск: Юж.-Урал. кн. изд-во, 1964. – С. 159–208.

334. Окулова Н.М. К биологии степной гадюки (*Vipera ursini*) в Западном Казахстане // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 93–94.
335. Олеарий А. Описание путешествия в Московию и через Московию в Персию и обратно. – СПб.: Изд. А.С. Суворина, 1906. – [8]+XXVIII+[40]+582 с.+19 рис. на особых листах.
336. Орлов Б.Н., Гелашивили Д.Б., Ибрагимов А.К. Ядовитые животные и растения СССР. – М.: Высш. шк., 1990. – 272 с.
337. Орлова В.Ф., Семенов Д.В. Природа России: жизнь животных. Земноводные и пресмыкающиеся. – М.: ООО Фирма «Издательство АСТ», 1999. – 480 с.
338. Осипова В.Б. Редкие виды позвоночных животных Ульяновской области и их охрана // Охрана животных в Среднем Поволжье: Межвуз. сб. науч. тр. – Куйбышев, 1988. – С. 14–22.
339. Осипова В.Б. Классы земноводных и пресмыкающихся // Абрахина И.Б., Осипова В.Б., Царев Г.Н. Позвоночные животные Ульяновской области. – Ульяновск: Симбирская книга, 1993. – С. 50–63.
340. Островских С.В. Влияние зимовки, температуры и освещенности на репродуктивный цикл степной гадюки (*Vipera renardi*, Christ.) // Физиология человека и животных. Экологическая безопасность: Материалы I Междунар. науч. Интернет-конф. Вып. 1. – Ставрополь, 2002. – С. 84–86.
341. Островских С.В. Биология степной гадюки (*Vipera renardi*, Christoph, 1861) на Северо-Западном Кавказе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Ставрополь, 2003. – 19 с.
342. Павлов А.В. Эколого-морфологическая характеристика обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) в зависимости от условий естественной и искусственной среды: Дис. ... канд. биол. наук. – Казань, 1998. – 174 с.
343. Павлов А.В. О герпетофауне комплексного заказника «Спасский» // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 5. – Тольятти, 2001. – С. 70–74.
344. Павлов А.В. Сезонные явления в жизни степной гадюки (*Vipera ursinii*) в крайней северной точке ее обитания // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конф. – Тольятти, 2003. – С. 62–65.
345. Павлов А.В., Бакин О.В. О находках степной гадюки (*Vipera ursinii*) на островах Куйбышевского водохранилища // Вопросы герпетологии. – Пушкино; М.: МГУ, 2001. – С. 220–222.
346. Павлов А.В., Гаранин В.И., Бакиев А.Г. Обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) // Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю. Змеи Волжско-Камского края. – Самара: Изд-во СамНЦ РАН, 2004а. – С. 49–61.
347. Павлов А.В., Гаранин В.И., Бакиев А.Г. Обыкновенная медянка *Coronella austriaca* Laurenti, 1768 // Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю. Змеи Волжско-Камского края. – Самара: Изд-во СамНЦ РАН, 2004б. – С. 40–45.
348. Павлов А.В., Гаранин В.И., Бакиев А.Г. Обыкновенный уж *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) // Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю. Змеи Волжско-Камского края. – Самара: Изд-во СамНЦ РАН, 2004в. – С. 29–37.
349. Павлов А.В., Замалетдинов Р.И. Животный мир Республики Татарстан. Амфибии и рептилии. Методы их изучения. – Казань, 2002. – 92+[16] с.
350. Павлов П.А. Животный мир Маньчжурии по коллекциям Музея Общества Изучения Маньчжурского Края // Вестн. Маньчжурии (Секция естествознания. Сер. А. Вып. 13). – Харбин: Тип. Кит. Вост. жел. дор., 1926. – № 8. – С. 1–22.
351. Павлов П.В. Змеи заповедника «Приволжская лесостепь» // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 4. – Тольятти, 2000а. – С. 12–16.
352. Павлов П.В. Предварительные данные исследования фауны рептилий в заповеднике «Приволжская лесостепь» // Современная герпетология: Сб. науч. тр. – Саратов, 2000б. – Вып. 1. – С. 60–65.

353. Павлов П.В. Некоторые данные по степной гадюке (*Vipera ursinii*) в заповеднике «Приволжская лесостепь» // Вопросы герпетологии. – Пушино; М.: МГУ, 2001. – С. 219–220.
354. Павлов П.В. Рептилии заповедника «Приволжская лесостепь» // Фауна и экология животных: Межвуз. сб. науч. тр. Вып. 3. – Пенза: ПГПУ, 2002. – С. 67–69.
355. Павлов П.В. К вопросу о сохранении степной гадюки в Пензенской области // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конф. – Тольятти, 2003. – С. 65–67.
356. Павлов П.В. Гадюки Пензенской области // Экологические исследования в Среднем Поволжье. – Казань, 2004. – С. 75–77.
357. Павлов П.В., Ермаков О.А. Гадюка степная // Красная книга Пензенской области. Т. 2. Животные. – Пенза, 2005. – С. 107.
358. Павлов П.В., Павлов А.В. Морфология и отдельные штрихи к экологии обыкновенного ужа и обыкновенной гадюки из Приказанья // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 4. – Тольятти, 2000. – С. 16–20.
359. Павлов С.И., Магдеев Д.В., Гордиенко М.В. Динамика популяции гадюки Никольского в зависимости от степени трансформации экосистем // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1995. – С. 46–47.
360. Паллас П.С. Путешествие по разным провинциям Российской империи. Часть первая. – СПб., 1773. – [X]+658+117 с.
361. Паллас П.С. Путешествие по разным местам Российского государства. Часть вторая. Книга первая. – СПб., 1786а. – 468 с.
362. Паллас П.С. Путешествие по разным местам Российского государства. Часть вторая. Книга вторая. – СПб., 1786б. – 571 с.
363. Паллас П.С. Путешествие по разным провинциям Российской империи. Часть первая. Вторым тиснением. – СПб., 1809. – [X]+658+117 с.
364. Параскив К.П. Пресмыкающиеся Казахстана. – Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1956. – 228 с.
365. Первая конференция герпетологов Поволжья: Тезисы докладов. – Тольятти, 1995. – 68 с.
366. Перешкольник С. Заметки по герпетофауне Северного Таджикистана // Герпетология Средней Азии. – Ташкент: Фан, 1968. – С. 15–21.
367. Першаков А.А. Пресмыкающиеся и земноводные Марийской АССР // Очерки о животных Марийской АССР. – Йошкар-Ола: Маар. кн. изд-во, 1983. – С. 98–104.
368. Песков А.Н. Степная гадюка в Самарской области: история изучения, распространение и распределение // Самарский край в истории России: Материалы юбил. науч. конф. – Самара, 2001. – С. 276–278.
369. Песков А.Н. Гадюки (*Serpentes*, *Viperidae*, *Vipera*) Волжского бассейна: фауна, экология, охрана и прикладное значение: Дис. ... канд. биол. наук. – Тольятти, 2003а. – 169 с.
370. Песков А.Н. Об укусах людей гадюками (*Serpentes*, *Vipera*) на территории Самарской области в 2002 году // Исследования в области биологии и методики ее преподавания: Межвуз. сб. науч. тр. Вып. 3 (1). – Самара: СамГПУ, 2003б. – С. 407–411.
371. Песков А.Н. Рептилии Волжского бассейна в Самарском зоопарке // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 10. – Тольятти, 2007. – С. 115–117.
372. Песков А.Н., Бакиев А.Г., Маленев А.Л. *Vipera melanis* (Pallas, 1771): что за гадюки обитают в городской черте Самары? // Третья конференция герпетологов Поволжья: Материалы регион. конф. – Тольятти, 2003а. – С. 62–64.
373. Песков А.Н., Балтушко А.М., Бакиев А.Г., Епланова Г.В., Вехник В.П. К фенологии пресмыкающихся Жигулевского заповедника // Заповедное дело России: принципы, проблемы, приоритеты: Материалы Междунар. науч. конф. – Бахилова Поляна, 2003б. – Т. 1. – С. 38–40.

374. *Песков А.Н., Горелов Р.А., Файзулин А.И., Бакиев А.Г.* Опыт проведения зооыставок в Самарской области (на примере амфибий и рептилий Самарской Луки) // Перспективы развития эколого-биологического образования: Сб. ст. Всерос. конф., посвящ. 80-летию юннатского движения в Самарской области. – Самара: РИЦ СГСХА, 2009. – С. 161–171.
375. *Песков А.Н., Киселев С.А.* Террариум Самарского зоопарка: современное состояние и перспективы развития // Научные исследования в зоологических парках. Вып. 23. – Самара, 2008. – С. 125–129.
376. *Пестов М.В., Маннапова Е.И., Вострикова Г.А.* Медицинское значение обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Нижегородской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 4. – Тольятти, 2000. – С. 20–24.
377. *Пестов М.В., Маннапова Е.И., Ушаков В.А.* Обыкновенная медянка – *Coronella austriaca* Laurenti // Красная книга Нижегородской области. Т. 1. Животные. – Н. Новгород, 2003. – С. 154–155.
378. *Пестов М.В., Маннапова Е.И., Ушаков В.А. и др.* Амфибии и рептилии Нижегородской области. Материалы к кадастру. – Н. Новгород: Международный Социально-экологический союз; Экоцентр «Дронт», 2001. – 178 с.
379. *Пестов М.В., Ушаков В.А., Бакка С.В., Парамонов Г.В., Маннапова Е.И.* Земноводные и пресмыкающиеся, занесенные в Красную книгу Нижегородской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 3. – Тольятти, 1999. – С. 81–86.
380. *Пикулик М.М., Бахарев В.А., Косов С.В.* Пресмыкающиеся Белоруссии. – Минск: Наука и техника, 1988. – 166 с.
381. *Поклонцева А.А.* Ужеобразные змеи в коллекции Института экологии Волжского бассейна РАН // Молодежь. Наука. Общество: Материалы VII тольяттинской гор. науч. студ. конф. Ч. II. – Тольятти, 2009. – С. 109–110.
382. *Положенцев П.А.* К фауне млекопитающих и гадов Бузулукского бора // Материалы по изучению природы Среднего Поволжья. Вып. 1. – М.; Куйбышев: Куйбышев. краевое изд-во, 1935. – С. 77–96.
383. *Положенцев П.А.* Классы пресмыкающиеся и земноводные // Животный мир Среднего Поволжья (полезные и вредные животные). – Куйбышев: Кн. изд-во, 1937. – С. 91–99.
384. *Положенцев П.А.* Классы пресмыкающиеся и земноводные // Животный мир Среднего Поволжья (полезные и вредные животные). 2-е изд. – Куйбышев: ОГИЗ, 1941. – С. 103–114.
385. *Положенцев П.А., Кучеров Е.В.* Изучим животный мир Башкирии. – Уфа: Башк. кн. изд-во, 1957. – 56 с.
386. *Понятский Н.С.* Пресмыкающиеся (Reptilia) // Жизнь животных по А.Э. Брему. Т. I. Рыбы. Земноводные. Пресмыкающиеся. – М.; Л.: Молодая гвардия, 1931. – С. 443–597.
387. *Попа Л.Л., Тофан В.Е.* Земноводные и пресмыкающиеся Молдавии: справочник-определитель. – Кишинев: Картя Молдавеняскэ, 1982. – 104 с.
388. *Попов В.А.* Пресмыкающиеся // Попов В.А., Лукин А.В. Животный мир Татарии. (Позвоночные). – Казань, 1949. – С. 141–149.
389. *Попов В.А., Попов Ю.К., Приезжев Г.П. и др.* Результаты изучения животного мира зоны затопления Куйбышевской ГЭС // Тр. Казан. фил. АН СССР. Сер. биол. наук. – 1954. – Вып. 3. – С. 7–217.
390. *Поповская С.П.* Первые линьки у различных видов змей семейства Colubridae // Вопросы герпетологии. – Пушино; М.: МГУ, 2001. – С. 241–242.
391. *Приезжев Г.П., Попова Н.Ю.* Земноводные и пресмыкающиеся // Животный мир Удмуртии. – Ижевск: Удмуртия, 1983. – С. 53–58.
392. *Природа Куйбышевской области.* – Куйбышев: Куйб. обл. гос. изд-во, 1951. – 406 с.

393. Природа Куйбышевской области. – Куйбышев: Кн. изд-во, 1990. – 464 с.
394. *Пузанов И.И., Козлов В.И., Кипарисов Г.П.* Позвоночные животные Нижегородской области. – Н. Новгород, 2005. – 544 с.
395. Путешествие Ибн-Фадлана на Волгу. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – 193+[37] с.
396. *Райский А.П.* О животных Чкаловской области // По родному краю (краеведческие очерки). – Чкалов: Кн. изд-во, 1954. – С. 71–89.
397. *Райский А.* О животных Чкаловской области // По родному краю (Сборник краеведческих очерков). Изд. 2-е. – Чкалов: Кн. изд-во, 1956. – С. 187–215.
398. *Ратников В.Ю.* Остатки пресмыкающихся из нижнеплейстоценового местонахождения Березовка Нижегородской области // Палеонтол. журн. – 1998а. – № 3. – С. 74–76.
399. *Ратников В.Ю.* Позднеплейстоценовая герпетофауна из местонахождения Большие Тиганы на левобережье Камы // Вестн. Воронеж. ун-та. Сер. геол. – 1998б. – № 5. – С. 229–232.
400. *Ратников В.Ю.* Герпетофауна из местонахождения Красная Лука Нижегородской области // Вестн. Воронеж. ун-та. Сер. геол. – 1999. – № 8. – С. 57–60.
401. *Ратников В.Ю.* Герпетофауна из черныярских песков разреза Черный Яр – Нижнее Займище (Нижнее Поволжье) // Палеонтол. журн. – 2001а. – № 6. – С. 72–77.
402. *Ратников В.Ю.* Герпетофауна верхнеплейстоценового местонахождения Еласы в бассейне Волги // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 5. – Тольятти, 2001б. – С. 81–88.
403. *Ратников В.Ю.* Позднекайнозойские земноводные и чешуйчатые пресмыкающиеся Восточно-Европейской равнины, их стратиграфическое и палеогеографическое значение: Автореф. дис. ... докт. г.-м. наук. – Саратов, 2001в. – 47 с.
404. *Ратников В.Ю.* Позднекайнозойские земноводные и чешуйчатые пресмыкающиеся Восточно-Европейской равнины / Тр. НИИ геологии Воронеж. гос. ун-та. Вып. 10. – Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 2002. – 138 с.
405. *Ратников В.Ю.* К истории фауны ящериц Волжского бассейна // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 7. – Тольятти, 2004а. – С. 103–111.
406. *Ратников В.Ю.* К истории формирования офидиофауны Волжско-Камского края // Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю. Змеи Волжско-Камского края. – Самара: Изд-во СамНЦ РАН, 2004б. – С. 21–27.
407. *Ратников В.Ю.* К истории ужей Европы // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 8. – Тольятти, 2005. – С. 154–164.
408. *Ратников В.Ю.* Ископаемые остатки современных видов земноводных и чешуйчатых пресмыкающихся как материал для изучения истории их ареалов / Тр. НИИ геологии Воронеж. гос. ун-та. Вып. 59. – Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 2009. – 91 с.
409. *Редкозубов О.И.* Неогеновые рептилии Молдовы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1991. – 20 с.
410. *Редько Б.А.* Поездка на озеро Лебязье Самарского уезда с целью выяснения причин гибели в нем рыбы // Работы Волж. биол. станции. – 1915. – Т. 5, № 2. – С. 89–101.
411. *Романова Е.Б.* Изменение функционального состояния клеток крови и гиперчувствительности замедленного типа в условиях воздействия зоотоксинами // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 7. – Тольятти, 2004. – С. 112–118.
412. *Романова Е.Б., Ермолин С.В., Кузьмина Е.И.* Изучение состояния перекисного окисления липидов и функциональной активности клеток периферической крови под действием змеиных ядов // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1995. – С.50–51.

413. *Русский М.* Результаты исследования земноводных и пресмыкающихся в Казанской губ. и местностях с нею смежных (Предварительный отчет Казан. о-ва естествоисп.): Приложение к протоколам заседаний О-ва естествоиспытателей при Имп. Казан. Ун-те. – 1894. – № 139. – 8 с.
414. *Рыжков Н.О.* Географический очерк Сызранского уезда. – Сызрань: Изд. Сызран. УОНО, [1926]. – 108 с.
415. *Рыжков М.К.* Питание обыкновенного ужа в условиях Республики Мордовия // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 9. – Тольятти, 2006. – С. 164–166.
416. [*Рычков П.И.*] Топография Оренбургская, то есть: обстоятельное описание Оренбургской губернии, сочиненное Коллежским Советником и Императорской Академии Наук Корреспондентом Петром Рычковым. Часть первая. – СПб.: Имп. Акад. наук, 1762. – 331 с.
417. *Рябов С.А.* Множественные кладки у представителей подотряда змеи // Научные исследования в зоологических парках. Вып. 11. – 1999. – С. 110–118.
418. *Рябов С.А.* К вопросу об экологии рептилий Тульской области // Биологическое разнообразие Тульского края на рубеже веков: Сб. науч. тр. Вып. 4. – Тула: Гриф и К, 2004. – С. 66–68.
419. *Рябов С.А., Мильто К.Д., Барабанов А.В.* Современные данные о герпетофауне Тульской области // Биологическое разнообразие Тульского края на рубеже веков: Сб. науч. тр. Вып. 2. – Тула: Гриф и К, 2002. – С. 58–69.
420. *Сабанеев Л.* Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губ. – М.: Тип. В. Готье, 1874. – 204 с.
421. Самарская область. Учебное пособие. – Самара: ПО «СамВен», 1996. – 670 с.
422. *Самош В.М.* К познанию герпетофауны Закарпатья // Научные записки / Ужгород. гос. ун-т. Т. VIII. Биология. – 1953. – С. 171–183.
423. *Сапоженков Ю.Ф.* Материалы к изучению амфибий и рептилий Белоруссии // Фауна и экология наземных позвоночных Белоруссии. – Минск: Кн. изд-во, 1961. – С. 185–194.
424. *Сатаев Р.М., Макарова О.В.* Ископаемая герпетофауна из пещеры «Заповедная» // Ежегодник-96: Информ. материалы / Ин-т геол. УНЦ РАН. – Уфа, 1998. – С. 14–15.
425. *Сафарова С.Н.* Ферментативная активность органов пищеварения водяного ужа при различных температурных условиях // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1973. – С. 162–163.
426. *Смирнова Ю.А., Рябов С.А., Ананьева Н.Б.* Изучение внутривидовой структуры в комплексе *E. dione* – *E. bimaculata* с использованием молекулярных маркеров РАПД // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конф. – Тольятти, 2003. – С. 80–82.
427. *Смирновский Б.Н.* Ядовитые змеи Казахстана. – Алма-Ата: Казсельхозмаш, 1963. – 64 с.
428. *Снигиревская Е.М.* Куйбышевский государственный заповедник // Природа Куйбышевской области. – Куйбышев: Куйб. обл. гос. изд-во, 1951. – С. 363–384.
429. *Соколов А.В.* Второстепенное животное сырье. – М.; Л.: Снабтехиздат, 1932. – 143 с.
430. *Соколов А.С.* К вопросу о перемещении обыкновенной гадюки // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 124–125.
431. *Соколов В.Е., Котова Е.Л., Чернова О.Ф.* Кожные железы рептилий. Обзор исследований. – М., 1994. – 92 с.
432. *Сорокин М.Г.* Класс пресмыкающиеся (Reptilia) // Шапошников Л., Головин О., Сорокин М., Тараканов А. Животный мир Калининской области. – Калинин, 1959. – С. 367–377.

433. Старков В.Г., Уткин Ю.Н. Сравнение ядов рода *Vipera* по материалам катионообменной хроматографии // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 5. – Тольятти, 2001. – С. 88–89.
434. Старков В.Г., Уткин Ю.Н. Новые данные о видовой принадлежности гадюк Самарской области // Третья конференция герпетологов Поволжья: Материалы регион. конф. – Тольятти, 2003. – С. 81–82.
435. Сухов В.П. О находке остатков среднеплейстоценовых мелких позвоночных у дер. Красный Бор на р. Каме // Вопросы стратиграфии и корреляции плиоценовых и плейстоценовых отложений северной и южной частей Предуралья. Вып. 1. – Уфа, 1972. – С. 133–136.
436. Сухов В.П. Позднеплейстоценовые и голоценовые мелкие позвоночные из пещер западного склона Южного Урала // К истории позднего плейстоцена и голоцена Южного Урала и Предуралья. – Уфа, 1978. – С. 64–85.
437. Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. Распространение и особенности биологии узорчатого полоза (*Colubridae*, *Reptilia*) в Поволжье // Герпетологический вестник. – Львов, 2000. – № 3–4. – С. 14–23.
438. Табачишин В.Г., Табачишина И.Е. Распространение и особенности экологии обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) на севере Нижнего Поволжья // Поволжский экол. журн. – 2002. – № 2. – С. 179–183.
439. Табачишин В.Г., Табачишина И.Е., Кайбелева Э.И. Гадюка Никольского – *Vipera (Peliias) nikolskii* Vedmederjа, Grubant, Rudaeva, 1986 // Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. – Саратов: Изд-во Торгово-промышленной палаты Саратов. обл., 2006. – С. 370–371.
440. Табачишина И.Е. Эколого-морфологический анализ фауны рептилий севера Нижнего Поволжья: Дис. ... канд. биол. наук. – Саратов, 2004. – 182 с.
441. Табачишина И.Е., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. Морфо-экологическая характеристика нижеволжских популяций степной гадюки (*Vipera ursinii*) // Поволжский экол. журн. – 2002. – № 1. – С. 76–81.
442. Табачишина И.Е., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. Динамика роста степной гадюки *Vipera ursinii* на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология: Сб. науч. тр. – Саратов, 2003. – Т. 2. – С. 148–153.
443. Татаринов Л.П. Отряд Ophidia. Змеи // Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. – М.: Наука, 1964. – С. 484–493.
444. Терентьев П.В. Материалы к истории отечественной герпетологии // Тр. Ин-та истории естествознания и техники. – 1957. – Т. 16, вып. 3. – С. 97–122.
445. Терентьев П.В. Герпетология. – М.: Высш. шк., 1961. – 336 с.
446. Терентьев П.В., Чернов С.А. Краткий определитель земноводных и пресмыкающихся СССР. – М.; Л.: Учпедгиз, 1936. – 96 с.
447. Терентьев П.В., Чернов С.А. Краткий определитель пресмыкающихся и земноводных СССР. – Л.: Учпедгиз, 1940. – 184 с.
448. Терентьев П.В., Чернов С.А. Определитель земноводных и пресмыкающихся. – М.: Сов. наука, 1949. – 340 с.
449. Тертышников М.Ф. Пресмыкающиеся Предкавказья (фауна, систематика, экология, значение, охрана, генезис): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Киев, 1992. – 33 с.
450. Тертышников М.Ф. Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья. – Ставрополь: Ставропольсервисшкола, 2002. – 240 с.
451. Тертышников М.Ф., Высотин А.Г. Пресмыкающиеся Ставропольского края. Сообщение II. (Змеи) // Проблемы региональной фауны и экологии животных: Сб. науч. тр. – Ставрополь, 1987. – С. 91–137.
452. Тесаков А.С., Габлина С.С., Симакова А.Н., Ратников В.Ю. Местонахождение фауны и флоры позднего голоцена у с. Лучинское в Истринском районе Московской области

- // Бюллетень региональной межведомственной стратиграфической комиссии по Центру и Югу Русской платформы. – М., 1993. – Вып. 2. – С. 174–178.
453. *Ткаченко А.А.* Дополнение к списку позвоночных Башкирского заповедника // Сб. тр. Башк. гос. заповедника. Вып. 3. – М.: Лесн. пром-сть, 1971. – С. 125–131.
454. Третья конференция герпетологов Поволжья: Материалы региональной конференции. – Тольятти, 2003. – 92 с.
455. *Трохименко Н.М.* К морфологии обыкновенного ужа в Самарской области // Третья конференция герпетологов Поволжья: Материалы регион. конф. – Тольятти, 2003. – С. 82–83.
456. *Трохименко Н.М.* К вопросу о морфологии обыкновенного ужа в Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 7. – Тольятти, 2004. – С. 133–134.
457. [*Трохименко*] *Трохаменко Н.М., Бакиев А.Г.* Имитация смерти обыкновенным и водяным ужами // Вторая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1999. – С. 50–52.
458. *Трохименко Н.М., Бакиев А.Г.* История изучения фауны ужеобразных змей (Colubridae) Самарской области // Самарский край в истории России: Материалы юбил. науч. конф. – Самара, 2001. – С. 274–276.
459. *Трохименко Н.М., Бакиев А.Г.* Упитанность ужей *Natrix natrix* и *N. tessellata* на Самарской Луке в весеннее время // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конф. – Тольятти, 2003. – С. 85–87.
460. *Туров И.С.* Наземные позвоночные речных пойм Волжского бассейна // Учен. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В.П. Потемкина. – Т. 84. Каф. зоологии. Вып. 7. – М., 1958. – С. 9–71.
461. *Ушаков В.А., Гаранин В.И.* О сезонной активности земноводных и пресмыкающихся // Наземные и водные экосистемы: Межвуз. сб. – Горький: Изд-во Горьк. ун-та, 1980. – С. 11–21.
462. *Ушаков В.А., Пестов М.В.* Защитное поведение ужа обыкновенного // Вестник зоологии. – 1985. – № 1. – С. 78.
463. *Ушаков М.В.* К изучению защитного поведения обыкновенного ужа *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) // Экология. – 2007. – №2. – С. 137–140.
464. [*Фальк И.П.*] Записки путешествия академика Фалька / Полное описание путешествий по России, издаваемое императорской Академией наук. Т. 6. – СПб., 1824. – 546 с.
465. *Фомина М.И.* Экология степной гадюки в Чу-Илийском междуречье и змеепитомнике: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Ташкент, 1966. – 21 с.
466. *Хабибуллин В.Ф.* Пресмыкающиеся Республики Башкортостан: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Уфа, 1999. – 18 с.
467. *Хабибуллин В.Ф.* Фауна пресмыкающихся Республики Башкортостан. – Уфа: Изд-во Башк. ун-та, 2001. – 128 с.
468. *Хабибуллин В.Ф.* К истории формирования современной фауны пресмыкающихся Башкирии // Зоол. журн. – 2002. – Т. 81, № 3. – С. 342–349.
469. *Хилков Т.Н.* Экспериментальная экология обыкновенной гадюки *Vipera berus* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Петрозаводск, 1998. – 25 с.
470. *Хлебников В.А.* Позвоночные враги промысловых птиц и зверей Астраханского края // Астрахань и Астраханский край. Сб. 1. – Астрахань: Изд-во «Коммунист», 1924. – С. 39–82.
471. *Хозацкий Л.И., Эглон Я.М.* Об одном из путей захоронения и фоссолизации остатков позвоночных // Природа. – 1947. – № 1. – С. 72–73.
472. *Хомутов А.Е.* Термоадаптивные свойства змеиных ядов // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1995. – С. 56–58.

473. *Цееб Я.Я.* Животный мир Орловской области: Стенограмма публичной лекции. – Орел, 1951. – 68 с.
474. *Цуркан В.Ф.* Структура серпентофаунистических сообществ в некоторых экосистемах Молдовы // Матеріали Першої конф. Українського Герпетологічного Товариства. – Київ: Зоомузей НАН України, 2005. – С. 179–182.
475. *Чан Къен.* Систематика и экология обыкновенной гадюки *Vipera berus* (Linné, 1758): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1967. – 14 с.
476. *Чегодаев А.Е.* Змеи как они есть / Новое в жизни, науке, технике (Сер. «Биология». № 9). – М.: Знание, 1990. – 63 с.
477. *Чернов С.А.* Пресмыкающиеся – Reptilia // Животный мир СССР. Т. 3. Зона степей. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – С. 140–152.
478. *Чернов С.А.* Дышит ли змея под водой? // Природа. – 1953а. – № 2. – С. 127.
479. *Чернов С.А.* Пресмыкающиеся – Reptilia // Животный мир СССР. Т. 4. Лесная зона. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953б. – С. 204–219.
480. *Чернов С.А.* Эколого-фаунистический обзор пресмыкающихся юга междуречья Волга–Урал // Тр. ЗИН АН СССР. – 1954. – Т. 16. – С. 137–158.
481. *Черномордигов В.В.* Значение температуры для жизнедеятельности пресмыкающихся: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1951. – 13 с.
482. *Четанов Н.А.* Микроклиматические условия обитания рептилий Пермского края // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии: Материалы регион. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых 2006 и 2007 гг. – Пермь, 2007. – С. 180–183.
483. *Чистяков А.А., Макарова Н.В., Макаров В.И.* Четвертичная геология. Учебник. – М.: ГЕОС, 2000. – 303 с.
484. *Чугуевская Н.М.* Ужи (Serpentes, Colubridae, *Natrix*) Волжского бассейна: экология и охрана: Дис. ... канд. биол. наук. – Тольятти, 2005. – 179 с.
485. *Чхиквадзе В.М., Сухов В.П.* Земноводные и пресмыкающиеся из четвертичных отложений Красного Бора (р. Кама) // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1977. – С. 227–228.
486. *Шабашова Е.П.* Сравнительная характеристика двух видов ужей: Дипл. работа. – Куйбышев: КГУ, 1987. – 52 с.
487. *Шапошников В.М.* Животные Куйбышевской области, нуждающиеся в особой охране // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Вып. 3. – Куйбышев, 1978. – С. 120–131.
488. *Шапошников В.М.* О разноцветной ящурке, обитающей в Самарской области // Вторая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1999. – С. 62–64.
489. *Шапошников В.М.* О формировании современной герпетофауны Самарской области // Краеведческие записки. Вып IX. – Самара, 2000. – С. 229–235.
490. *Шапошников В.М.* Полоз узорчатый *Elaphe dione* (Pallas, 1773) // Красная книга Самарской области. Т. 2. Редкие виды животных. – Тольятти: ИЭВБ РАН; «Кассандра», 2009. – С. 245.
491. *Шапошников В.М., Жуков В.П.* Охрана узорчатого полоза на Самарской Луке // Охрана животных в Среднем Поволжье. – Куйбышев, 1988. – С. 25–29.
492. *Шапошников В.М., Магдеев Д.В., Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Файзулин А.И.* Красная книга Самарской области: земноводные и пресмыкающиеся // Вопросы герпетологии. – Пушино; М.: МГУ, 2001. – С. 341–342.
493. *Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука, 1980. – 278 с.
494. *Шибанов Н.В.* Змеи (Ophidia – Serpentes) // Жизнь животных по А.Э. Брему. Т. III. – М.: Учпедгиз, 1939. – С. 707–786.
495. *Шляхтин Г.В., Рузанова И.Е., Любущенко С.Ю., Завьялов Е.В.* К уточнению южной границы распространения гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*) на юго-западе России // Вопросы герпетологии. – Пушино; М.: МГУ, 2001. – С. 347–349.

496. Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. Экология питания обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология: Сб. науч. тр. – Саратов, 2005а. – Т. 3/4. – С. 111–116.
497. Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. Водяной уж – *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) // Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. – Саратов: Изд-во Торгово-промышленной палаты Саратов. обл., 2006а. – С. 369–370.
498. Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. Восточная степная гадюка – *Vipera (Peliás) renardi* (Christoph, 1861) // Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. – Саратов: Изд-во Торгово-промышленной палаты Саратов. обл., 2006б. – С. 371–372.
499. Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Табачишина И.Е. Амфибии и рептилии: Учебное пособие / Животный мир Саратовской области. Кн. 4. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2005б. – 116 с.
500. Шурина И.В. Изучение внутривидовой изменчивости свойств яда восточной степной гадюки *Vipera renardi* в Волжском бассейне // Экологический сборник 2: Тр. молодых ученых Поволжья. – Тольятти: ИЭВБ РАН; «Кассандра», 2009. – С. 208–213.
501. Шурина И.В., Маленев А.Л., Бакиев А.Г. Сравнение активности ферментов яда обыкновенной и степной гадюк, обитающих в Волжском бассейне // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных: Материалы II Междунар. науч. конф. – Саранск: Тип. ООО «Мордовия-ЭКСПО», 2009. – С. 167–169.
502. Шурина И.В., Поклонцева А.А. К вопросу о линьке восточной степной гадюки // Материалы VI междунар. науч.-практ. конф. «Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики» / Актуальные проблемы экологии и охраны окружающей среды. – Тольятти: ВУиТ, 2009. – С. 161–164.
503. Щербак Н.Н. Пресмыкающиеся как модель для изучения изменений животных в процессе акклиматизации // Вопросы герпетологии. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1964. – С. 78–79.
504. Щербак Н.Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. – Киев: Наук. думка, 1966. – 240 с.
505. Щербак Н.Н., Щербань М.И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. – Киев: Наук. думка, 1980. – 268 с.
506. Щербиновский Н. Дневники Самарской природы 1916 года. – Самара: Тип. Самар. Губ. Совета Нар. Хоз-ва № 2, 1919. – 146 с.
507. Юргенсон П.Б. Опыт зоогеографического анализа фауны Жигулей и Самарской Луки // Эколого-фаунистические исследования в заповедниках. – М., 1981. – С. 119–129.
508. Юшков Р.А. Укусы гадюки обыкновенной в Пермской области // Геоэкологические аспекты хозяйствования, здоровья и отдыха: Тез. докл. на межгос. науч. конф. – Пермь, 1993. – Ч. 2. – С. 158–160.
509. Юшков Р.А. Укусы человека гадюкой в Прикамье // Вопросы физической географии и геоэкологии Урала: Межвуз. сб. науч. тр. – Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1994. – С. 149–157.
510. Юшков Р.А., Воронов Г.А. Амфибии и рептилии Пермской области: Предварительный кадастр. – Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1994. – 158 с.
511. Яд гадюки обыкновенной сухой. Временная фармакопейная статья: ВФС 42-3026-98. – М., 1998. – 23 с.
512. Яд гадюки степной сухой. Временная фармакопейная статья: ВФС 42-3025-98. – М., 1998. – 23 с.
513. Яды змеиные сухие: Технические условия ТУ 210 РСФСР 40-77. – М., 1977. – 9 с.

514. *Яковлев А.Г.* Мелкие млекопитающие плейстоцена и голоцена Башкирского Предуралья и западного склона Южного Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Екатеринбург, 1996. – 17 с.
515. *Яковлев А.Г., Данукалова Г.А., Алимбекова Л.И. и др.* Биостратиграфическая характеристика отложений позднего неоплейстоцена-голоцена в районе памятника природы «Водопад Атыш» (Южный Урал) // Фауны Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Сб. науч. тр. – Челябинск: Изд-во «Рифей», 2005. – С. 260–304.
516. *Яковлев А.Г., Данукалова Г.А., Яковлева Т.И., Алимбекова Л.И., Морозова Е.М.* Биостратиграфическая характеристика голоценовых отложений местонахождения «Грот Ташмурун» (Южный Урал) // Геологический сборник № 4. Информ. материалы. – Уфа: Гилем, 2004. – С. 101–105.
517. *Яковлев А.Г., Яковлева Т.И., Сатаев Р.М., Хабибуллин В.Ф., Байтеряков Р.Г.* Новые данные о распространении земноводных и пресмыкающихся на территории Башкортостана // Башкирский край: Сб. статей. Вып. 7. – Уфа, 1997. – С. 132–142.
518. *Яковлева И.Д.* Пресмыкающиеся Киргизии. – Фрунзе: Илим, 1964. – 272 с.
519. *Яковлева Т.И.* Некоторые данные по биологии и морфологии земноводных и пресмыкающихся западного склона гор Южного Урала // Современные экологические проблемы: Межвуз. сб. науч. тр. – Уфа, 1998. – С. 95–100.
520. *Яковлева Т.И.* Голоценовые земноводные и пресмыкающиеся среднего течения р. Лемезы (Южный Урал) // Итоги биологических исследований. 2001 г. Вып. 7: Сб. науч. тр. – Уфа: РИО БашГУ, 2003. – С. 61–64.
521. *Яковлева Т.И.* Голоценовые находки земноводных и пресмыкающихся, включенных в Красную книгу Республики Башкортостан // Университетская наука – Республике Башкортостан: Том I. Естественные науки: Материалы науч.-практ. конф., посвящ. 95-летию основания Башкирского гос. ун-та. – Уфа: РИО БашГУ, 2004а. – С. 159–161.
522. *Яковлева Т.И.* Позднеголоценовые земноводные и пресмыкающиеся широтного течения р. Белой (Южный Урал) // Проблемы сохранения биоразнообразия на Южном Урале. Тез. докл. регион. науч.-практ. конф. – Уфа, 2004б. – С. 129–130.
523. *Яковлева Т.И.* Ретроспективная характеристика голоценовых сообществ земноводных и пресмыкающихся западного макросклона Южного Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2009. – 19 с.
524. *Ясюк В.П.* Животные из Красной книги России в фауне Самарской области. Учебное пособие. – Самара: СГПУ, 2009. – 83 с.
525. *Andersson S.* Freeze tolerance in the boreal adder *Vipera berus* // Abstr. 2<sup>nd</sup> Asian Herp. Meet. – Ashgabat, 1995. – P. 5.
526. *Andersson S., Johansson L.* Freeze tolerance in the boreal adder *Vipera berus* // Second World Congress of Herpetology: Abstr. – Adelaide, 1994. – P. 6.
527. *Andrén C., Nilson G.* Reproductive success and risk of predation in normal and melanistic colour morphs of the adder, *Vipera berus* // Biol. J. of the Linnean Society. – 1981. – V. 15, № 3. – P. 235–246.
528. *Arnold E.N.* Reptiles and Amphibians of Europe (Princeton Field Guides). – Princeton Univ. Press, 2003. – 388 p.
529. Atlas of amphibians and reptiles in Europe. – Paris: Societas Europaea Herpetologica and Museum National d'Histoire Naturelle, 1997. – 496 p.
530. *Bakiev A.G.* Helminths and trophic relations of colubrid snakes in Volzhsko-Kamskij Region // 12<sup>th</sup> Ordinary General Meeting of Societas Herpetologica Europaea: Progr. & Abstr. – Saint-Petersburg, 2003. – P. 34.
531. *Bakiev A.G.* Helminths and trophic relations of colubrid snakes (Colubridae) in Volga-Kama Region // Herpetologia Petropolitana. Proc. of the 12<sup>th</sup> Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. – Saint-Peterburg, 2005. – P. 252–253.

532. *Bakiev A.G., Böhme W., Joger U. Vipera (Pelias) [berus] nikolskii* Vedmederya, Grubant und Rudaeva, 1986 – Waldsteppenotter // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/IIB: Schlangen (Serpentes) III. Viperidae. – Wiebelsheim: AULA-Verlag, 2005. – S. 293–309.
533. *Biella H.-J.* Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie der Kreuzotter (*Vipera b. berus* (L.)) (Reptilia, Serpentes, Viperidae) // Zoologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden. – 1980. – Bd. 36. – S. 117–125.
534. *Biella H.-J., Völk W.* Beobachtungen zur saisonalen und diurnalen Aktivität der Kreuzotter (*Vipera b. berus* [L.]) (Reptilia, Serpentes, Viperidae) // Zoologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden. – 1987. – Bd. 43. – S. 41–48.
535. *Calderon L., Lomonte B., Gutierrez J.M., Tarkowski A., Hanson L.* Biological and biochemical activities of *Vipera berus* (European viper) venom // *Toxicon*. – 1993. – V. 31. – P. 743–753.
536. *Capula M., Luiselli L., Anibaldi C.* Complementary study on the reproductive biology in female adder, *Vipera berus* (L.), from eastern Italian Alps // *Vie Milieu*. – 1992. – V. 42, № 3–4. – P. 327–336.
537. *Carlsson M.* Phylogeography of the Adder, *Vipera berus* / *Acta Univ. Upsaliensis*. Comprehensive summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology 849. – Uppsala, 2003. – 32 p.
538. *Chippaux J.P., Boche J., Courtois B.* Electrophoretic patterns of the venoms from a litter of *Bitis gabonica* snakes // *Toxicon*. – 1982. – V. 27. – P. 521–523.
539. *Chippaux J.P., Williams V., White J.* Snake venom variability: methods of study, results and interpretation // *Toxicon*. – 1991. – V. 29. – P. 1279–1303.
540. *Christoph H.* PELIAS RENARDI mihi // *Bull. de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. – 1861. – T. XXXIV, № IV. – P. 599–606.
541. *Danukalova G., Yakovlev A., Alimbekova L. et al.* Biostratigraphy of the Upper Pleistocene (Upper Neopleistocene) – Holocene deposits of the Lemeza River valley of the Southern Urals region (Russia) // *Quaternary International*, V. 190, Issue 1, 1 November 2008. – P. 38–57.
542. *Davis B.J.* Disc electrophoresis-II. Method and application to human serum proteins // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* – 1974. – V. 121. – P. 404–27.
543. *Dimitrov G.D., Kankonkar R.C.* Fractionation of *Vipera russelli* venom by gel nitration–II. Comparative study of yellow and white venoms of *Vipera russelli* with reference to the local necrotizing and lethal actions // *Toxicon*. – 1968. – V. 5. – P. 283–288.
544. [*Eichwald E.*] *Zoologia specialis quam expositis animalibus tum vivis, tum fossilibus potissimum Rossiae in universum, et Poloniae in specie, in usum lectionum publicarum n universitate caesarea vilnensi habendarum edidit D. EDUARDUS EICHWALD, P. P. O. – Pars posterior [V. III]. – Vilnae, 1831. – 404 p.*
545. *Engelmann W.E.* *Coronella austriaca* (Laurenti, 1768) – Schlingnatter, Glatt- oder Haselnatter // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/I: Schlangen (Serpentes) I. – AULA-Verlag: Wiesbaden, 1993. – S. 200–245.
546. *Falk J.P.* Beiträge zur topographischen Kenntniß des Rußischen Reichs. – SPb.: Gedruckt bei der Kayserl. Akademie der Wissenschaften, 1786. – Bd. 3. – [6]+285–514+XXXV S.
547. *Frommhold E.* Die Kreuzotter. – Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag, 1964. – 76 S.
548. *Gans C.* Neoherpétology and paleoherpétology: What We Can tell each other // *Herpetol.*'97: Abstr. 3<sup>rd</sup> World Congr. Herpetol. – Prague, 1997. – P. 73.
549. *Gentilli A., Zuffi M.A.L.* Structure of a *Natrix natrix* population from Northern Italy // *Sci. herpetol.*: Pap. 7<sup>th</sup> Ordinary Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. – Barselona, 1995. – P. 241–243.
550. *Georgi J.G.* Bemerkungen einer Reise im Rußischen Reich in den Jahren 1773. und 1774. Zweyter Band. – St. Petersburg: Gedruckt bey der Kayserl. Academie der Wissenschaften, 1775. – 920 S.

551. *Georgi J.G.* Geographisch-phisikalische und Naturhistorische Beschreibung des Russischen Reichs. T. 3, Bd. 7. – Königsberg, 1801. – S. [2]+1681–2222.
552. *Glenn J., Straight R.C.* The midget faded rattlesnake (*Crotalus viridis concolor*) venom: lethal toxicity and individual variability // *Toxicon*. – 1977. – V. 15. – P. 129–133.
553. *Glenn J., Straight R.* Mojave rattlesnake *Crotalus scutulatus scutulatus* venom: variation in toxicity with geographical origin // *Toxicon*. – 1978. – V. 16. – P. 81–84.
554. *Gmelin J.F.* Caroli a Linné Systema Naturae. Ed. 13. – Lipsiae: G.E. Beer, 1789. – Tom I. Pars III. – P. 1033–2224.
555. *Granzow W.* Abkürzungen und Symbole in der biologischen Nomenklatur // *Senckenbergiana lethaea*. – 2000. – Band 80 (2). – S. 355–370.
556. *Gregory P.T., Isaac L.A.* Food habits of the grass snake in southeastern England: Is *Natrix natrix* a generalist predator? // *J. Herpetol.* – 2004. – V. 38, № 1. – P. 88–95.
557. *Gruschwitz M., Lenz S., Mebert K., Laňka V.* *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) – Würfelnatter // *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 3/IIA: Schlangen II, Serpentes II: Colubridae 2 (Boiginae, Natricinae). – Wiebelsheim: AULA-Verlag, 1999. – S. 581–644.
558. *Guicking D., Lawson R., Joger U., Wink M.* Evolution and phylogeny of the genus *Natrix* (Serpentes: Colubridae) // *Biol. J. of the Linnean Society*. – 2006. – V. 87, № 1. – P. 127–143.
559. *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 3/IIB: Schlangen (Serpentes) III. Viperidae. – Wiebelsheim: AULA-Verlag, 2005. – 420 S.
560. *Herpetologia Petropolitana: Proceedings of the 12<sup>th</sup> Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. – St. Petersburg, 2005. – 340 p.
561. *Höggren M.* Mating strategies and sperm competition in the adder (*Vipera berus*) // *Acta Univ. Uppsaliensis. Compr. Summ Uppsala Diss. Fac. Sci.* – 1995. – № 163. – P. 1–27.
562. *Höggren M., Tegelström H.* Does long-term storage of spermatozoa occur in the adder (*Vipera berus*)? // *J. of Zoology*. – 1996. – V. 240, № 3. – P. 501–510.
563. *Höggren M., Tegelström H.* Genetic evidence for a first mate advantage in the adder (*Vipera berus*) // *Herpetology '97: Abstr. of the Third World Congr. of Herpetology*. – Prague, 1997. – P. 100.
564. *Holman J.A.* Pleistocene Amphibians and Reptiles in Britian and Europe. – New York; Oxford: Oxford Univ. Press, 1998. – 254 p.
565. *Isaac L.A., Gregory P.T.* Thermoregulatory behaviour of gravid and non-gravid female grass snakes (*Natrix natrix*) in a thermally limiting high-latitude environment // *J. Zool.* – 2004. – V. 264, № 4. – P. 403–409.
566. *Ivanov M.* The oldest known Miocene snake fauna from Central Europe: Merkur-North locality, Czech Republic // *Acta Palaeontol. Polonica*. – 2002. – V. 47, № 3. – P. 513–534.
567. *Iwanaga S., Suzuki T.* Enzymes in Snake Venom // *Snake venoms*, Ch. IV. – Pergamon Press, 1977. – P. 61–158.
568. *Joger U., Dely O.G.* *Vipera (Pelias) renardi* – Steppenotter // *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 3/IIB: Schlangen (Serpentes) III. Viperidae. – Wiebelsheim: AULA-Verlag, 2005. – S. 343–354.
569. *Joger U., Hermann H.-W., Nilson G.* Molecular phylogeny and systematics of the Viperidae, II: A revision of the *Vipera ursinii* complex // *Proc. of the 6<sup>th</sup> Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. – Budapest, 1992. – P. 239–244.
570. *Joger U., Kalyabina-Hauf S.A., Schweiger S. et al.* Phylogeny of eurasian *Vipera* (subgenus *Pelias*) // *Progr. & Abstr.: 12<sup>th</sup> Ordinary General Meeting of Societas Herpetologica Europaea*. – Saint-Petersburg, 2003. – P. 77.
571. *Johnson E., Kardong K., Ownby C.* Observations on white and yellow venoms from an individual southern Pacific rattlesnake (*Crotalus viridis helleri*) // *Toxicon*. – 1987. – V. 25. – P. 1169–1180.
572. *Juszczyk W.* Płazy i gady krajowe. – Warszawa: PWN, 1974. – 721 s.

573. *Kabisch K.* Zur Totstellen der Ringennatter (*Natrix natrix* L.) // Abh. und Beobachtungen Naturkunde Mus. «Mauritianum Altenberg». – 1975. – Bd. 9, № 1. – S. 65–67.
574. *Kabisch K.* Die Ringelnatter *Natrix natrix* L. – Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag, 1978. – 88 S.
575. *Kabisch K.* *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) – Ringelnatter // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/IIA: Schlangen II, Serpentes II: Colubridae 2 (Boiginae, Natricinae). – Wiebelsheim: AULA-Verlag, 1999. – S. 513–580.
576. *Kalyabina S., Schweiger S., Joger U. u. a.* Phylogenie und Systematik der Kreuzotter (*Vipera berus*-Komplex) // Ökologie, Verbreitung und Schutz der Kreuzotter: Tagung der DgHT-AG Feldherpetologie und der Arbeitsgemeinschaft Amphibien- und Reptilienschutz in Hessen e. V. (AGAR). – Darmstadt, 2002. – S. 11.
577. *Kalyabina-Hauf S., Schweiger S., Joger U. et al.* Phylogeny and systematics of adders (*Vipera berus*-complex) // Verbreitung, Ökologie und Schutz der Kreuzotter (*Vipera berus* [Linnaeus, 1758]) // Mertensiella. – 2004. – N. 15. – S. 7–16.
578. *Kornalik F., Master R.* A comparative examination of yellow and white venoms of *Vipera ammodytes* // Toxicon. – 1964. – V. 2. – P. 109–111.
579. *Laemmly U.K.* Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4 // Nature. – 1970. – V. 227. – P. 680–685.
580. *Larsson A.M.* Activity range and habitat selection by radiotracked Smooth Snakes (*Coronella austriaca*) on the Svedich west coast // Mem. Soc. fauna et flora fenn. – 1995. – V. 71, № 3–4. – P. 103–105.
581. *Latifi M.* Variation in yield and lethality of venom from Iranian snakes // Toxicon. – 1984. – V. 22. – P. 373–380.
582. *Laurenti J.N.* Josephi Nicolai Laurenti austriaci viennensis specimen, exhibens synopsis reptilium emendatam cum experimentis circa venena et antidota reptilium austriacorum. – Vienna: Typ. Joan. Thom. Nob. De TRATTNER, gaes. reg. aulae typogr. et bibliop, 1768. – 215 p.
583. *Lever C.* Naturalized Reptiles and Amphibians of the World. – Oxford: Oxford Univ. Press, 2003. – 344 p.
584. *Lindholm W.A.* Beiträge zur Biologie einiger Reptilien des Europäischen Russlands // Der Zool. Garten. – Frankfurt a. M., 1902. – Bd. XLIII, № 1/2. – S. 20–26, 41–56.
585. *Linnaeus C.* Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. – Holmiae: Laurentii Salvii, 1758. – 823 p.
586. *Litvinov N.A., Ganshchuk S.V.* Environment and body temperatures of Volga-Uralean reptiles // Progr. & Abstr.: 12<sup>th</sup> Ordinary General Meeting of Societas Herpetologica Europaea. – Saint-Petersburg, 2003. – P. 98.
587. *Litvinov N., Ganshchuk S.* Environment and Body Temperatures of Reptiles in Volga-Ural Region // Herpetologia Petropolitana: Proc. of the 12<sup>th</sup> Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. – St. Petersburg, 2005. – P. 179–182.
588. *Livshits G., Kobylansky E.* Lerner's concept of developmental homeostasis and the problem of heterozygosity level in natural populations // Heredity. – 1985. – V. 55. – P. 341–353.
589. *Luiselli L.* The mating strategy of the European adder, *Vipera berus* // Acta Oecologia. – 1995. – V. 16, № 3. – P. 375–388.
590. *Luiselli L.* Individual success in mating balls of the grass snake *Natrix natrix*: Size is important // J. Zool. – 1996. – V. 239, № 4. – P. 731–740.
591. *Luiselli L., Capula M., Shine R.* Food habit, growth rates, and reproductive biology of grass Snakes, *Natrix natrix* (Colubridae) in the Italian Alps // J. Zool. – 1997. – V. 241, № 2. – P. 371–380.
592. *Madsen T.* Growth rates, maturation and sexual size dimorphism in a population of grass snakes, *Natrix natrix*, in southern Sweden // Oikos. – 1983. – V. 40, № 2. – P. 227–282.
593. *Madsen T.* Determinants of mating success in male adders, *Vipera berus* // Second World Congr. of Herpetol. – Adelaide, 1993. – P. 160.

594. *Madsen T., Shine R.* Cost of reproduction influence of sexual size dimorphism in snakes // *Evolution (USA)*. – 1994. – V. 48, № 14. – P. 1389–1397.
595. *Madsen T., Stille B.* The effect of size dependent mortality on colour morphs in male adders, *Vipera berus* // *Oikos*. – 1988. – V. 52, № 1. – P. 73–78.
596. *Malmström R., Höggren M., Tegelström H.* A method for detecting multiple paternity in free-ranging Adder (*Vipera berus*), from DNA fingerprints // *Mem. Soc. fauna et flora fenn.* – 1995. – V. 71, № 3–4. – P. 151.
597. *Master R., Kornalik F.* Biochemical differences in yellow and white venoms of *Vipera ammodytes* and Russell's viper // *J. Biol. Chem.* – 1965. – V. 240. – P. 139–142.
598. *Mebs D.* Snake Venom Composition and Evolution of Viperidae // *Kaupia*. – 1999. – V. 8. – 12 p.
599. *Mertens R.* Studien zur Eidonomie und Taxonomie der Ringel-natter (*Natrix natrix*) // *Abh. der Senckenberg. Naturforsch. Gesellschaft*. – Frankfurt a. M.: Verlag Kramer, 1947. – Bd. 476. – 38 S.
600. *Mertens R., Müller L.* Liste der Amphibian und Reptilien Europas // *Abh. Senckenberg. Naturforsch. Gesellsch.* – Frankfurt a. Main., 1928. – Bd. 41, H. 1. – S. 1–62.
601. *Mertens R., Müller L.* Die Amphibien und Reptilien Europas (Zweite Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1940) // *Abh. Senckenberg. Naturforsch. Gesellsch.* – Frankfurt a. Main, 1940. – Bd. 451. – S. 1–56.
602. *Mertens R., Wermuth H.* Die Amphibien und Reptilien Europas (Dritte Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1960). – Frankfurt a. M.: Verlag Waldemar Kramer, 1960. – 264 S.
603. *Milto K.D., Zinenko O.I.* Distribution and morphological peculiarities of adders of the *Vipera berus* complex in Eastern Europe // *Progr. & Abstr.: 12<sup>th</sup> Ordinary General Meeting of Societas Herpetologica Europaea*. – Saint-Petersburg, 2003. – P. 112.
604. *Milto K.D., Zinenko O.I.* Distribution and Morphological Variability of *Vipera berus* in Eastern Europe // *Herpetologia Petropolitana: Proc. of the 12<sup>th</sup> Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. – St. Petersburg, 2005. – P. 64–73.
605. *Murata Y., Satake M., Suzuki T.* Studies on snake venom. XII. Distribution of proteinase activities among Japanese and Formosan snake venoms // *J. Biochem.* – 1963. – V. 53, № 6. – P. 431–437.
606. *Nilson G.* Male reproductive cycle of the European adder, *Vipera berus*, and its relation to annual activity periods // *Copeia*. – 1980. – № 4. – P. 729–737.
607. *Nilson G., Andrén C.* *Vipera ursinii* // *Atlas of amphibians and reptiles in Europe*. – Paris: Soc. Europaea Herpetol. and Museum National d'Histoire Naturelle, 1997. – P. 400–401.
608. *Nilson G., Andrén C.* The meadow and steppe vipers of Europe and Asia – the *Vipera (Acridophaga) ursinii* complex // *Acta Zool. Acad. Scientiarum Hungaricae*. – 2001. – V. 47, № 2–3. – P. 87–267.
609. *Nilson G., Andrén C., Völkl W.* *Vipera (Pelias) berus* – Kreuzotter // *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 3/IIB: Schlangen (Serpentes) III. Viperidae. – Wiebelsheim: AULA-Verlag, 2005. – S. 213–292.
610. *Nilson G., Tuniyev B., Andrén C., Orlov N., Joger U., Herrmann H.-W.* Taxonomic Position of the *Vipera xanthina* Complex // *Kaupia. Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte*. Heft 8. – Darmstadt, 1999. – S. 99–102.
611. *Nilson G., Tuniyev B.S., Orlov N.L., Höggren M., Andrén C.* Systematics of the vipers of Caucasus: Polimorphism or sibling species? // *Asiatic Herpetological Res.* – 1995. – V. 6. – P. 1–26.
612. *Obst F.J., Ščerbak N.N.* *Elaphe dione* (Pallas, 1773) – Steppennatter // *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 3/I: Schlangen (Serpentes) I. – Wiesbaden: AULA-Verlag, 1993. – S. 295–315.
613. *Olearius A.* Adam Olearii Ausführliche Beschreibung Der Kundbaren Reyse Nach Muscow und Persien. – Schließwig: Gedruckt in der Fürstl. Druckerey durch Johan Holwein, 1663. – 766 S.

614. [Pallas P.S.] P.S. Pallas D. A. D. Professors der Natur-Geschichte und ordentlichen Mitgliedes der Russisch-Kayserlichen Academie d. W. der freyen oeconomischen Gesellschaft in St. Petersburg, wie auch der Römisch-Kayserlichen Academie der Naturforscher und Königl. Engl. Societät; Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. Erster Teil. – St. Peterburg: Kayserliche Acad. der Wissenschaften, 1771. – [12]+504 S.
615. [Pallas P.S.] P.S. Pallas D. A. D. Professors der Natur-Geschichte und ordentlichen Mitgliedes der Russisch-Kayserlichen Academie d. W. der freyen oeconomischen Gesellschaft in St. Petersburg, wie auch der Römisch-Kayserlichen Academie der Naturforscher und Königl. Engl. Societät; Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. Teil 2. – St. Peterburg: Kayserliche Acad. der Wissenschaften, 1773. – 760 S.
616. [Pallas P.S.] Zoographia Rosso-Asiatica, sistens omnium animalium in extenso Imperio Rossico et adjacentibus maribus observatorum recensionem, domicilia, mores et descriptiones, anatomen atque icones plurimorum; auctore Petro Pallas, eq. aur. Academico Petropolitano. – Tomus III. Animalia monocordia seu frigidi sanguinis Imperii Rosso-Asiatici. – Petropoli: in officina Caes. Acad. Sci., [1814]. – [2]+428+135 p.
617. Pavlov A.V., Bakiev A.G. Current condition and conservation status of vipers in Volga-Kama Region // 2 Biology of the Vipers Conference: Progr. and Abstr. – Póvoa de Varzim, Portugal: Tipografia Camões, 2007. – P. 43.
618. Pestov M. The project «Learning to know, observe, protect and admire unpopular animals» // 12<sup>th</sup> Ordinary General Meeting of Societas Herpetologica Europaea: Progr. & Abstr. – Saint-Petersburg, 2003. – P. 129.
619. Phelps T.E. Seasonal movement of the snakes *Coronella austriaca*, *Vipera berus* and *Natrix natrix* in southern England // Brit. J. Herpetol. – 1978. – V. 5, № 11. – P. 755–761.
620. Pomianowska-Pilipiuk I. Energy balance and food requirements of adult vipers *Vipera berus* L. // Ekol. pol. – 1974. – № 22. – P. 195–211.
621. Programme & Abstracts: 12<sup>th</sup> Ordinary General Meeting of Societas Herpetologica Europaea. – Saint-Petersburg, 2003. – 200 p.
622. Rainer N. Density and seasonal movements of the adder (*Vipera berus* L., 1758) in subalpine environment // Amphibia-Reptilia. – 1987. – V. 8, № 3. – P. 259–275.
623. Ratnikov V.Yu. Contemporary data about Cenozoic herpetofauna of East-European plain // 12<sup>th</sup> Ordinary General Meeting of Societas Herpetologica Europaea: Progr. & Abstr. – Saint-Petersburg, 2003. – P. 137.
624. Ratnikov V.Yu. Identification of some Eurasian species of *Elaphe* (Colubridae, Serpentes) on the basis of vertebrae // Rus. J. of Herpetology. – 2004. – V. 11, No. 2. – P. 91–98.
625. Saint-Girons H. Observations preliminaires sur la thermoregulation des *Viperes* d'Europe // Vie et Milieu. – 1975. – V. 25, Fasc. 1, ser. C. – P. 137–168.
626. Saint Girons H. Les differents types de cycles sexuels des males chez les *Viperes* europeennes // C.R. Acad. Sci. Paris. – Paris, 1976. – (D) 282. – P. 1017–1019.
627. Schiemenz H. Zur Ökologie und Bionomie der Kreuzotter (*Vipera b. berus* (L.)). Teil 1: Abulte Männchen und Weibchen // Zoologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden. – 1978. – Bd. 35, № 12. – S. 203–218.
628. Shlyakhtin G.V., Tabachishina I.E., Tabachishin V.G., Zavialov E.V. Growth dynamics of forest-steppe viper (*Vipera nikolskii*) in the north of the Low-Volga region (Russia) // 12<sup>th</sup> Ordinary General Meeting of Societas Herpetologica Europaea: Progr. & Abstr. – Saint-Petersburg, 2003. – P. 147–148.
629. Siigur E., Siigur J., Nommeots M., Ilomets T. Fractionation and enzymatic activities of common viper (*Vipera berus berus*) venom // Toxicon. – 1979. – V. 17. – P. 623–630.
630. Starkov V.G., Osipov A.V., Utkin Y.N. Toxicity of venoms from vipers of *Pelias* group to crickets *Gryllus assimilis* and its relation to snake entomophagy // Toxicon. – 2007. – V. 49. – P. 995–1001.

631. *Tabachishin V.G., Zaviyalov E.V., Shlyakhtin G.V.* Distribution and interpopulation morphological analysis of forest-steppe viper (*Vipera nikolskii*) // 12<sup>th</sup> Ordinary General Meeting of Societas Herpetologica Europaea: Progr. & Abstr. – Saint-Petersburg, 2003. – P. 158.
632. *Taborska E.* Intraspecies variability of the venom of *Echis carinatus* // *Physiol. Bohemoslov.* – 1971. – V. 20. – P. 307–318.
633. *Thorpe R.S.* Biometric analysis of incipient speciation in the ringed snake, *Natrix natrix* (L.) // *Experientia.* – 1975. – V. 31. – P. 180–182.
634. *Thorpe R.S.* A comparative study of ordination techniques in numerical taxonomy in relation to racial variation in the ringed snake *Natrix natrix* (L.) // *Biol. J. Linn. Soc.* – 1980. – V. 13. – P. 7–40.
635. *Thorpe R.S.* Geographic variation in the western snake (*Natrix natrix helvetica*) in relation to hypothesized phylogeny and conventional subspecies // *J. Zool.* – London, 1984a. – V. 203. – P. 345–355.
636. *Thorpe R.S.* Multivariate patterns of geographic variation between the island and mainland populations of the eastern grass snake (*Natrix natrix natrix*) // *J. Zool.* – London, 1984b. – V. 204. – P. 551–561.
637. *Trutnau L., Böhme W., Joger U.* *Vipera (Vipera) aspis* (Linnaeus, 1758) – Aspiviper // *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/IIB: Schlangen (Serpentes) III. Viperidae.* – Wiebelsheim: AULA-Verlag, 2005. – S. 151–185.
638. *Ursenbacher S., Carlsson M., Helfer V., Tegelstrom H., Fumagalli L.* Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (*Vipera berus*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data // *Molecular Ecology.* – 2006. – V. 15. – P. 3425–3437.
639. *Vlašín M.* Užovka hladká – *Coronella austriaca* LAURENTI, 1768. Smooth Snake – *Coronella austriaca* LAURENTI, 1768 // *Atlas rozšíření plazů v České republice. Atlas of the distribution of reptiles in the Czech Republic.* – Brno; Praha: AOPK ČR, 2001. – P. 102–112, 213–217.
640. *Voženílek P.* Ty zmije. – Praha: MŽP, 2000. – 78 p.
641. *Voženílek P.* Zmije obecná – *Vipera berus* (LINNAEUS, 1758). Adder – *Vipera berus* (LINNAEUS, 1758) // *Atlas rozšíření plazů v České republice. Atlas of the distribution of reptiles in the Czech Republic.* – Brno; Praha: AOPK ČR, 2001. – P. 152–164, 238–241.
642. *Wellner D., Meister A.* Crystalline L- Amino Acid Oxidase of *Crotalus adamanteus* // *J. Biochem.* – 1960. – V. 235, № 7. – P. 2013–2018.
643. *Wilson A.C., Cann R.L., Carr S.M.* Mitochondrial DNA and two perspectives on evolutionary genetics // *Biol. J. Linn. Soc.* – 1985. – V. 26. – P. 375–400.
644. *Zhao E., Adler K.* *Herpetology of China / Contributions to Herpetology. No. 10.* – Oxford (Ohio): Soc. For the Study of Amphibians and Reptiles, 1993. – 522 p.
645. *Zinenko O.* New data about hybridization between *Vipera nikolskii* Vedmederja, Grubant & Rudaeva, 1986 and *Vipera berus berus* (Linnaeus, 1758) and their contact zones in Ukraine // *Verbreitung, Ökology und Schutz der Kreuzotter (Vipera berus [Linnaeus, 1758]) / Mertensiella.* – 2004. – N. 15. – S. 17–28.

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	3
Глава 1. К истории изучения змей Самарской области.....	4
Глава 2. Видовые очерки.....	15
2.1. Обыкновенный уж <i>Natrix natrix</i> (Linnaeus, 1758).....	16
2.2. Водяной уж <i>Natrix tessellata</i> (Laurenti, 1768).....	37
2.3. Обыкновенная медянка <i>Coronella austriaca</i> (Laurenti, 1768).....	47
2.4. Узорчатый полоз <i>Elaphe dione</i> (Pallas, 1773).....	53
2.5. Обыкновенная гадюка <i>Vipera berus</i> (Linnaeus, 1758).....	62
2.6. Степная гадюка, или гадюка Ренарда <i>Vipera renardi</i> (Christoph, 1861).....	104
Глава 3. О формировании офидиофауны Самарской области.....	123
Литература.....	138

**А.Г. Бакиев  
А.Л. Маленёв  
О.В. Зайцева  
И.В. Шуршина**

## **ЗМЕИ САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ**

Издательство «Кассандра»  
445061, Тольятти, ул. Индустриальная, д. 7.  
Тел/факс (8482) 57-00-04

Подписано в печать с оригинал-макета 25.12.2009.  
Тираж 300 экз.

Отпечатано в типографии ООО «Кассандра»