

Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации

**ТРУДЫ
ВОЛЖСКО-КАМСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО
ПРИРОДНОГО
БИОСФЕРНОГО
ЗАПОВЕДНИКА**

Выпуск 7



Казань
2016

УДК 502.4:598.126.3

Морфологическое описание двух видов ужеобразных *Coronella austriaca* и *Natrix natrix* (Ophidia, Colubridae) Волжско-Камского заповедника

И. В. Петрова,¹ А. В. Павлов,² Л. А. Идрисова³

PETROVA I. V., PAVLOV A. V., IDRISOVA L. A. MORPHOLOGICAL DESCRIPTION
OF *CORONELLA AUSTRIACA* И *NATRIX NATRIX* (OPHIDIA, COLUBRIDAE)
IN VOLZHSKO-KAMSKY RESERVE

The article is devoted to the characteristic of the external morphology of grass and smooth snakes in Volzhshko-Kamsky Reserve. Values of general pholidosis features are presented for each species. One third of the smooth snake population of the Saralinskiy site is melanistic individuals that have a black or black-brown coloration. The reasons of it are discussed. Presumably, the distinct displaying of the melanism is determined genetically, and the phenomenon follows the Gloger's rule. Data on the color of the head and back side are presented for grass snake. Based on the configuration, shape and color of occipital patches, the ratio of *Natrix n. natrix* and *N. n. scutata* is considered.

Обыкновенная медянка *Coronella austriaca* Laurenti, 1768 и обыкновенный уж *Natrix natrix* Linnaeus, 1758 – представители ужеобразных с достаточно обширными ареалами в Западной и Центральной Евразии. Это единственные (наряду с обыкновенной гадюкой) широко распространенные виды змей в умеренном климатическом поясе России. Если уж является повсеместно обычным видом, то численность медянки всюду невысока, и её встречи всё чаще становятся событием.

В Волжско-Камском заповеднике оба вида змей являются обычными. Заповедник расположен в зоне интерградации «западной» и «восточной» форм обыкновенного ужа (*N. n. natrix* и *N. n. scutata*) и вблизи северо-восточной границы ареала медянки. На сравнительно небольшой территории заповедника (Раифский участок – 5921 га, Саралинский – 4170 га) представлены разнообразные растительные ассоциации – от подтаежных и широколиственно-лесных до остепенённых и открытых околородных. Территории заповедных участков, в условиях значительной для Волжско-Камском крае антропогенной нагрузки, являются рефугиумами для большинства видов герпетофауны, популяции которых здесь можно расценивать как географические изоляты. Все эти особенности накладывают определённый отпечаток на фауну, в том числе и на вынесенные в заглавие статьи виды.

¹ Проектный институт «Союзхимпромпроект» ФГБОУ высшего образования «Казанский национальный исследовательский технологический университет»; E-mail: avortepiv@gmail.com;

² ФГБУ «Волжско-Камский государственный заповедник»; E-mail: zilantelan@mail.ru;

³ Казанский (Приволжский) федеральный университет; E-mail: liya.idrisova@yandex.ru

Различные аспекты биологии и экологии офидиофауны края затрагиваются в ряде работ (Гаранин, 1968; 1980; 1983; Аль-Завахра, 1992; Хайрутдинов, 2003; Цветков 2008; Павлов, Петрова, 2013 и др.). Особенности морфологии рептилий отражены частично лишь в некоторых из них (Аль-Завахра, 1992; 1997; Павлов, Петрова, 2013). Данная публикация направлена на восполнение этого пробела.

Материалы и методы

Материал собран в период с 2003 по 2016 гг. в пределах Раифского и Саралинского участков Волжско-Камского заповедника и на сопредельных территориях. Морфологическое описание змей сделано на основе фотофиксации пойманных экземпляров: каждая особь фотографировалась с брюшной и спинной сторон; отдельно фиксировались нижняя, верхняя и обе латеральных проекции головы, а также окружность середины тела, с нанесенными красителем контрольными точками.

Перечень признаков включил: длину тела (*L.*); длину хвоста (*L.cd*); количество брюшных (*Ventr.*) и подхвостовых (*Scd*) щитков; количество верхнегубных (*Lab.*) и нижнегубных (*Sub.lab*) щитков; количество чешуй вокруг середины тела (*Sq.*).

Результаты и их обсуждение

ОБЫКНОВЕННАЯ МЕДЯНКА

Область распространения охватывает континентальные территории от северных областей Португалии и Испании, через всю Европу до 64° с.ш., на восток – до севера Малой Азии и Ирана. В Британии известна только на крайнем юге. В России граница ареала в высоких широтах проходит примерно по линии Тула – Йошкар-Ола – Ижевск; на юго-востоке заходит в Челябинскую область (Spellerberg, Phelps, 1977; Бакиев и др., 2004; Santos et al., 2008; Uetz et al., 2016).

В настоящее время вид объединяет три формы, из которых признаваемыми являются подвиды *Coronella austriaca austriaca* Laurenti, 1768 и *C. a. acutirostris* Malkmus, 1995; «итальянская» форма – *C. a. fitzingeri* Bonaparte, 1840 считается невалидной (Malkmus, 1995; Santos et al., 2008; Uetz et al., 2016). На территории бывшего СССР, в т. ч. в пределах Волжско-Камского края, обитает номинативный подвид – *C. a. austriaca* (Банников и др., 1977; Бакиев и др., 2004).

В целом для популяции вида на территории края характерны следующие признаки: *L.* – 630 мм; *L./L.cd.* – 3,8–4,4 самцы и 3,9–8,7 самки; *Sq.* – 19–20, обычно 19; *Ventr.* – 153–184 самцы и 165–199 самки; *Scd.* – 49–70 (самцы) и 28–71 (самки) пар; *Lab.* – 6–9, обычно 7–8 (Бакиев и др., 2004).

Волжск-Камский заповедник населяют змеи со следующими характеристиками: *L.* – 169–663 мм, обычно 504–584 мм (n=71);

L./L.cd. – ♂♂ 3,6–5,5 (n=33), ♀♀ 1,7–6,3 (n=37); *Sq.* – 18–20, обычно 19; *Ventr.* – 151–195, обычно 170–184 щитка (n=73); *S.cd.* – 41–64, обычно 48–55 пар щитков (n=76); *Lab.* всегда 7.

На протяжении всего ареала, в том числе и в центральной части Волжско-Камского края, встречаются различные цветовые морфы *C. a. austriaca* (Аль-Завахра, 1992; Najbar, 2006) – желтовато-бурая, серая, серо-бурая или серо-зелёная (реже красновато-бурая, медно-красная) и даже особи с абсолютно чёрной окраской верха тела. Опубликованы единичные описания чёрной медянки, относящиеся к территориям за пределами Волжско-Камского края, из них две находки сделаны на территории Англии (Boulenger, 1913; Pernetta, Reading, 2009) и одна в Испании (Hopkins, 1976). В Волжско-Камском крае известны единичные встречи медянок-меланистов (Хабибуллин, 2001; Бакиев и др., 2004). А. Р. Pernetta и С. J. Reading (2009) дают описание абсолютно чёрной медянки (верх тела и брюшная часть) с территории Великобритании.

Мы выделяем несколько градаций цвета спины медянки (в основу положена схема Х. Аль-Завахры (1992) с некоторыми изменениями); их соотношение для популяции Саралинского участка заповедника (n=65) показано на рисунке 1. Отметим, что чёрная пигментация характерна, главным образом, для дорзальной и латеральных поверхности, а на брюшной стороне, так или иначе, присутствуют светлые элементы рисунка; в особенности это касается окраски горла и нижней челюсти. У меланистов чёрные и тёмно-бурые цвета на вентральной поверхности тела замещают светло окрашенные элементы (рис. 2), характерные для особей с «традиционной» окраской (рис. 3).

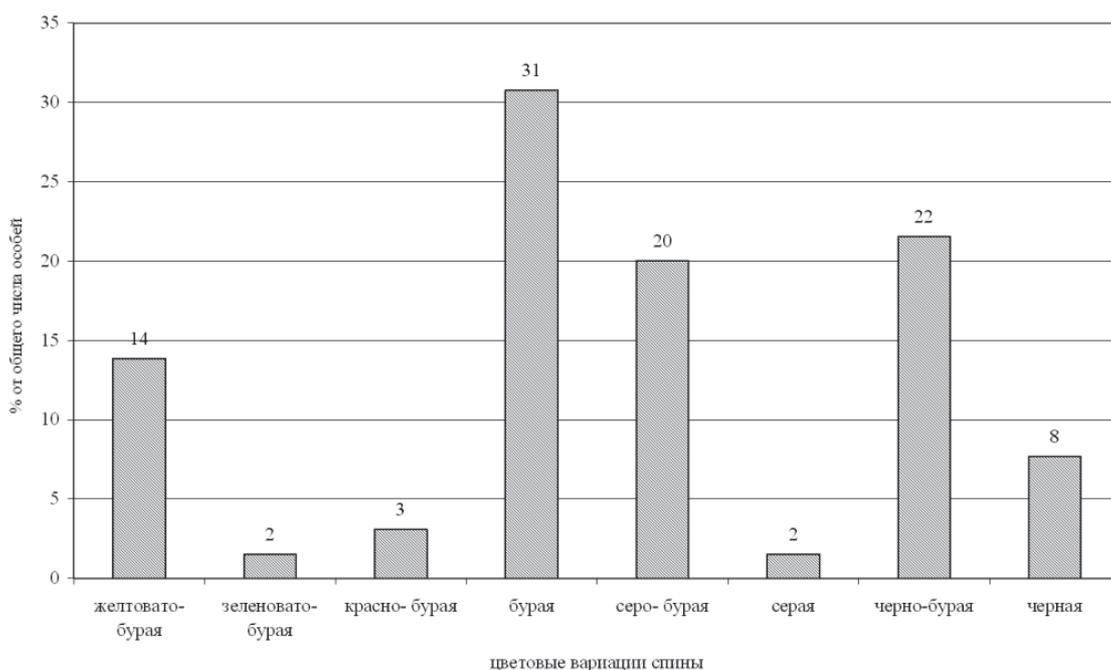


Рис. 1. Распределение цветовых форм спинной поверхности обыкновенной медянки.



Рис. 2. Меланистические формы обыкновенной медянки:
сверху вниз – чёрно-бурая, чёрная, серо-бурая;
слева – дорзальная, справа – вентральная сторона особи (Сарала).



Рис. 3. Светлые формы обыкновенной медянки:
сверху вниз – желтовато-бурая, оливковая, серая;
слева – дорзальная, справа – ventральная сторона особи (Сарала).

Явление меланизма *sensu lato* связано с проявлением тёмной пигментации (Majerus, 1998). Опираясь на это, особой чёрной и чёрно-бурой окраски саралинской популяции следует рассматривать как меланистов. Противопоставляя наши данные известному факту отсутствия массового проявления чёрной и тёмной окраски внешних покровов у медянки по ареалу в целом, можно утверждать, что одна треть змей саралинской популяции являются меланистами. Ситуацию с такой высокой долей медянок-меланистов следует рассматривать как качественно отличную от единичных проявлений меланизма в других частях ареала. Безусловно, это – уникальное явление, которому нет аналогов в известных популяциях вида.

Окраска животных – признак вариабельный, для которого, как и для всех признаков полигенной природы, характерно значительное варьирование под воздействием условий среды. Для мелких грызунов характерно изменение оттенка окраски вслед за изменением температуры и влажности (Емельянова, 2007). Для рептилий основной фон окраски тела определяется меланофорными реакциями и в широких пределах подвержен изменениям в зависимости от условий среды и физиологического состояния особей (Щербак, Голубев, 1986; Majerus, 1998).

Традиционные объяснения проявлений меланизма у рептилий в полной мере не являются удовлетворительными для популяции медянки из Саралинского участка заповедника. Не вдаваясь в подробности, приведём основные тезисы этих гипотез: 1. Термальный меланизм; 2. Генетически обусловленный «выщепляющийся предковый» меланизм; 3. Меланизм, обусловленный геохимическим фоном. В нашем случае наиболее подходящей является 1-ая гипотеза. Однако, чёрная окраска как термоадаптационная особенность животных, дающая различные преференции эктотермам, не вполне согласуется с географическим местонахождением популяции (внутри ареала вида) и климатом в месте слияния Волги и Камы. Мы допускаем, что в месте расположения ныне Саралинского участка и его ближайшего окружения – в поймах Волги и Камы ещё до их затопления Куйбышевского водохранилища – сформировались специфические условия, обусловленные повышенной влажностью и более выровненными температурами окружающей среды. Их сочетание позволяет говорить о применимости правила Глогера.

Константин Глогер в 1833 г. предложил первое экогеографическое правило о более частом проявлении чёрной окраски у птиц в тёплом и влажном климате. Позже оно было распространено и на млекопитающих. На наш взгляд, это правило справедливо и для отдельных видов рептилий. С этих позиций заметными становятся различия двух симпатрически распространенных видов – живородящей (*Zootoca vivipara*) и прыткой (*Lacerta agilis*) ящериц. Окраска этих двух видов (при всем её разнообразии) видоспецифична. Экология ящериц

так же показывает заметные различия в избрании местообитаний. Прыткая ящерица чаще заселяет сухие луговые, лесо-луговые, степные и остепненные биотопы. Живородящая ящерица встречается совместно с прыткой в луговых и опушечных биотопах и, единично, – в более сухих угодьях. Излюбленными местообитаниями «живородки» в умеренных и южных частях ареала являются увлажненные луга, берега водоёмов и т. п. В связи с последним, обращает на себя внимание более тёмная (чаще коричневая и тёмно-коричневая) окраска тела этой ящерицы, в некоторых популяциях с повышенной долей чёрно окрашенных особей. Для «сухолюбивой» прыткой ящерицы характерна серая или серо-зелёная пигментация, а особи меланисты известны по единичным находкам (Епланова, личн. сообщение; Пестов, личн. сообщение).

С другой стороны, высокая доля тёмноокрашенных особей в одной популяции может быть обусловлена естественно-историческими предпосылками, предположения о которых были высказаны еще И. С. Башкировым (1935), а также наследственными особенностями в условиях достаточно высокой численности популяции. Косвенным свидетельством в пользу наследственной обусловленности соотношения цветовых форм медянки Саралинского участка заповедника служат два обстоятельства: во-первых, долевое соотношение выделяемых цветовых морф; во-вторых, дискретный характер элементов рисунка в группах со смешанной (переходной) окраской. Независимо от природы этого явления, столь высокая частота проявлений меланизма определяется факторами, лежащими в основе правила Глогера – повышенная влажность и выровненный температурный режим. Таким образом, различия в экологии и цветовых формах этих видов могут рассматриваться как частный случай проявления указанного правила с вкладом наследственной детерминанты.

ОБЫКНОВЕННЫЙ УЖ

На территории обширного ареала вида выделяют до 15 подвидов (Банников и др., 1977; Щербак, Щербань, 1980; Kabisch, 1999; Guicking et al, 2006). В Волжско-Камском крае традиционно принимается наличие двух симпатричных подвидов: *Natrix natrix natrix* Linnaeus, 1758 и *N. n. scutata* Pallas, 1771 (Банников и др., 1977; Аль-Завахра, 1992; Бакиев и др., 2004). Статус последнего из них до сих пор остается неясным. Подвид выделяется по морфологическим признакам (Аль-Завахра, 1992; Морозенко, 2002; 2003; Павлов, Петрова, 2005; Чугуевская, 2006). Не вдаваясь в полемику о таксономическом статусе выделяемых внутривидовых подразделений обыкновенного ужа, мы остановимся на характеристиках основных морфологических признаков, цветовых вариаций спины и затылочных пятен, конфигурации затылочных пятен у змей с территории заповедника.

Для ряда общепринятых внешних морфологических признаков ужей в пределах Волжско-Камского края характерны следующие значения: *L.* – 1140 мм; *L./L.cd.* – 3,2–4,6 у самцов и 3,6–6,7 у самок; *Sq.* – 16–20, обычно 19; *Ventr.* – 150–214; *A.* – 1–5, обычно 1/1; *Scd.* – 48–82 пар; *Lab.* – 6–9, обычно 7 (Бакиев и др., 2004). В Волжско-Камском заповеднике: *L. max* – 1009 мм, обычно 451–641 мм (n=552); *L./L.cd.* – ♂♂ 2,6–6,3 (n=278), ♀♀ 3,1–12,1 (n=209); *Sq.* – 16–20, обычно 19; *Ventr.* – 142–187, обычно 170–175 (n=553); *Scd.* – 30–79 пар, обычно 58–69 (n=513); *Lab.* – 6–8, обычно 7.

Х. Аль-Завахра (1992) выделяет следующие варианты окраски спины: чёрная, почти чёрная, тёмно-оливковая, тёмно-серая, серая и оливковая. Окраска спины – важный признак для подвидовой дифференциации, способен изменяться с возрастом змеи, а также частично зависящий от её физиологического статуса. В нашей выборке распределение цветовых вариантов (n=213) у половозрелых особей «перевешивает» в сторону тёмной окраски (рис. 4): сумма долей чёрных, тёмно-оливковых и тёмно-серых особей составляет 68,6 %.

Принимая за основу следующую градацию цветов затылочных пятен – ярко-оранжевое, жёлто-оранжевое, жёлтое, розовое, беловатое и пятно отсутствует (рис. 5), – можно видеть, что в нашей выборке (n=305) доминируют варианты отчетливо оранжевых оттенков: сумма особей с ярко-оранжевыми и жёлто-оранжевыми пятнами составляет 73,4 % (рис. 6).

По конфигурации и форме пятен (n=186) преобладают особи с разделёнными пятнами (55,9 %); на особи с почти разделёнными пятнами приходится 29 %, с полулунными – 3,8 %, со слабовырвжен-

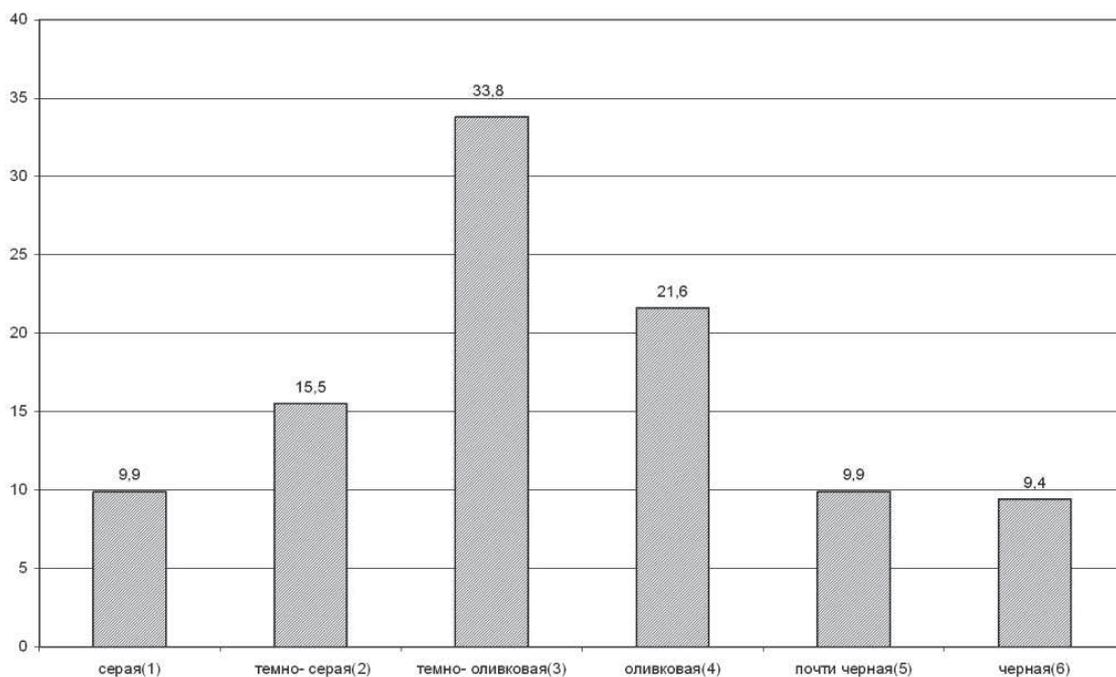


Рис. 4. Распределение цветовых форм спинной поверхности обыкновенного ужа.



Рис. 5. Варианты затылочных пятен обыкновенного ужа:
а – разделённые, белые (Сарала); *б* – слитные полосовидные, жёлтые (Сарала);
в – разделённые узкие, оранжевые (Раифа); *г* – разделённые дорзо-латеральные, оранжевые (Сарала); *д* – почти соединённые дорзо-латеральные, жёлто-оранжевые (Раифа); *е* – разделённые дорзо-латеральные, жёлтые (Раифа);
ё – усечённые дорзо-латеральные, жёлтые (Сарала); *ж* – слабо выраженные (Сарала); *з* – без пятен (Сарала).

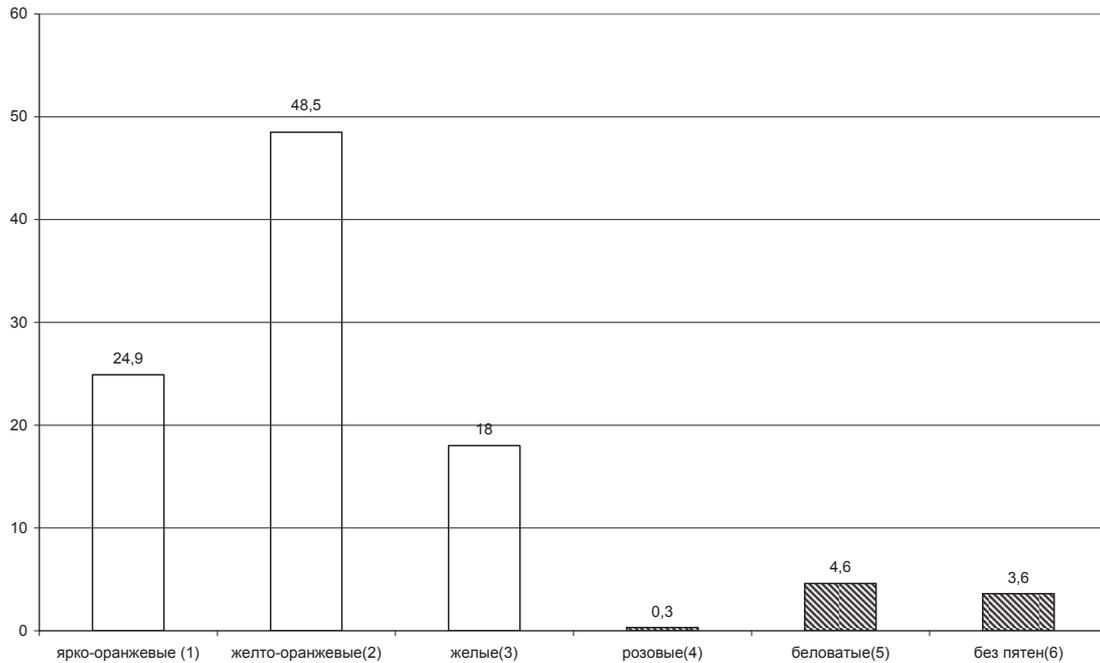


Рис. 6. Распределение основных типов окраски затылочных пятен обыкновенного ужа.

ными – 5,9 %, на особи без пятен – 0,5 %, с соединенными пятнами – 4,8 %.

На территории Саралинского участка заповедника выделяемые варианты окраски спины ужей распределены достаточно равномерно, с некоторым преобладанием доли особей оливковых оттенков, в окраске затылочных пятен доминируют оранжево-жёлтые тона и чаще всего встречаются особи с разделенными пятнами (табл. 1). Для популяции Раифского участка заповедника характерна более тёмная окраска особей, при этом долевые соотношения в окраске и форме затылочных пятен приближается к таковым Саралинского участка.

Как было установлено ранее (Бакиев и др., 2004), общая окраска дорзальной стороны тела обыкновенного ужа в Волжско-Камском крае является недостаточно надежным признаком для диагностики номинативной и восточной форм. В большей мере для этой цели служит комбинационное соотношение цвета, конфигурации и расположения затылочных пятен. По предварительному предположению хорошим индикатором формы *scutata* является наличие в популяции полностью тёмных (без затылочных пятен) змей. Опираясь на это, можно говорить о смешанном характере признаков в популяциях ужа как в Раифском, так и в Саралинском участках заповедника. При этом доля формы *scutata* в южном участке заповедника приближается к 90 %, тогда как в Раифской части она не превышает 80 %.

Полученные нами результаты отличаются от данных, приведённых в диссертации Х. Аль-Завахра (1992), которая проводила

Таблица 1

Соотношение признаков окраски обыкновенного ужа
в Волжско-Камском заповеднике, %

Признаки	Раифа	Сарала
Окраска спины		
<i>объём выборки</i>	72	94
серая	1,4	18,1
тёмно-серая	2,8	17,0
тёмно-оливковая	41,7	26,6
оливковая	25,0	22,3
почти чёрная	16,7	3,2
чёрная	12,5	12,8
Окраска затылочных пятен		
<i>объём выборки</i>	91	171
ярко-оранжевые	19,8	27,5
жёлто-оранжевые	58,2	36,8
жёлтые	16,5	23,4
розовые	1,1	0,0
беловатые	4,4	5,8
без пятен	0,0	6,4
Конфигурация затылочных пятен		
<i>объём выборки</i>	70	75
разделённые	52,9	65,3
почти соединённые	32,9	18,7
полулунные	7,1	0,0
слабо выраженные	4,3	9,3
без пятен	0,0	1,3
соединённые	2,9	5,3

исследования обыкновенного ужа в 1989–1992 гг. В диссертации (стр. 57) для Лаишевского района Республики Татарстан показано равное соотношение особей обеих форм (рис. 7). Заметим, что выборка ужей, собранных Х. Аль-Завахра в Лаишевском районе, относится к территории Саралинского участка заповедника и его окрестностей. В Раифский участок заповедника (Зеленодольский район РТ), согласно этому автору, доля формы *natrix* несколько превышает 50 % (поскольку конкретные цифры в тексте не указаны, мы визуально определили долю по представленной в диссертации диаграмме как 55–57 %) (рис. 7).

Таким образом, наши данные свидетельствуют о явном увеличении доли ужей восточной формы, как в северном, так и южном участках заповедника. Другим объяснением столь заметной разницы может служить некоторый субъективизм при оценке окраски животных. Вместе с тем, тенденция большей удельной доли *scutata* в Саралинском участке заповедника по сравнению с Раифским сохраняется на протяжении 20 лет.

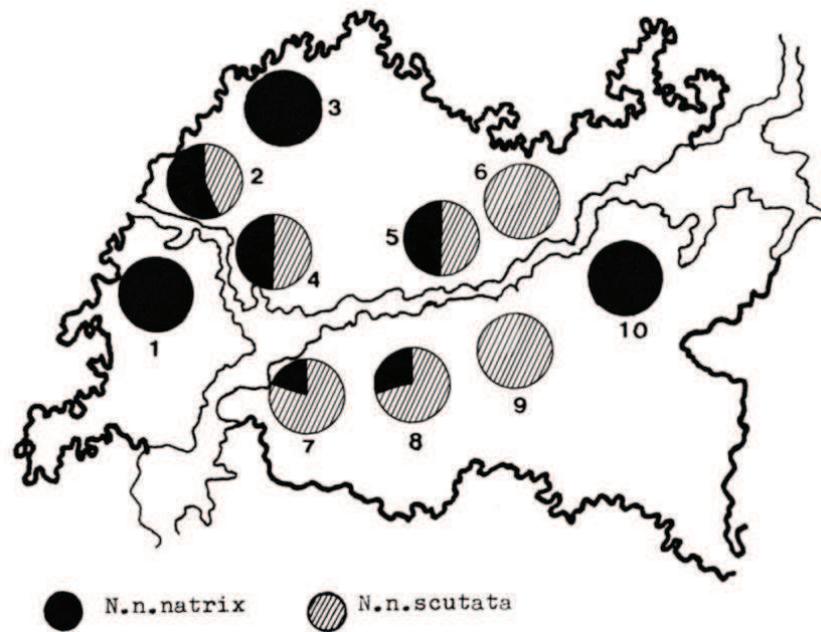


Рис. 7. Соотношение двух форм обыкновенного ужа в некоторых районах Республики Татарстан (по: Х. Аль-Завахра, 1992): 1 – Верхнеуслонский; 2 – [Зеленодольский] в оригинале – ошибочно Высокогорский; 3 – [Высокогорский] в оригинале – ошибочно Зеленодольский; 4 – Лаишевский; 5 – Мамадышский; 6 – Елабужский; 7 – Спасский; 8 – Алексеевский; 9 – Нижнекамский; 10. – Мензелинский.

Литература

- АЛЬ-ЗАВАХРА Х. Змеи Татарстана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1992. 130 с.
- АЛЬ-ЗАВАХРА Х. К систематике ужа обыкновенного // Чтения памяти Виктора Алексеевича Попова. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1997. С. 20–24.
- АНАНЬЕВА Н. Б., ОРЛОВ Н. Л., ХАЛИКОВ Р. Г., ДАРЕВСКИЙ И. С., РЯБОВ С. А., БАРАБАНОВ А. В. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). СПб., 2004. 232 с.
- БАКИЕВ А. Г., ГАРАНИН В. И., ЛИТВИНОВ Н. А., ПАВЛОВ А. В., РАТНИКОВ В. Ю. Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самар. науч. центра РАН, 2004. 192 с.
- БАНИКОВ А. Г., ДАРЕВСКИЙ И. С., РУСТАМОВ А. К. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Изд-во «Мысль», 1971. 303 с.
- БАШКИРОВ И. Реликтовые элементы в фауне Жигулей // Бюл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. 1935. Т. 44. Вып. 5. С. 240–245.
- ГАРАНИН В. И. К герпетологическим исследованиям в Волжско-Камском государственном заповеднике // Мат. итог. науч. сессии, посвящ. работам, выполн. в зап-ке. Казань, 1968. С. 65–66.
- ГАРАНИН В. И. К вопросу о месте амфибий и рептилий в лесных экосистемах // Волжско-Камский государственный заповедник: Тез. докл. итог. науч. сессии, посвящ. 20-летию зап-ка. Казань, 1980. С. 73–76.
- ГАРАНИН В. И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука, 1983. 176 с.
- ЕМЕЛЬЯНОВА А. А. О некоторых аспектах физиолого-биохимических процессов, обуславливающих изменчивость признаков окраски меха европейской рыжей полевки // Вестник Тверск. ун-та. Сер.: Биол. и экология. 2007. Вып. 5. С. 93–100.
- МОРОЗЕНКО Н. В., ЗАВЬЯЛОВ Е. В., ШЛЯХТИН Г. В., ЕЛИСЕЕВ Д. В., ТАБАЧИШИНА И. Е. Степень межпопуляционных различий обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) в

Нижнем Поволжье на основе многомерного анализа признаков фolidоза // Поволжск. эколог. журн. 2002. № 3. С. 288–292.

МОРОЗЕНКО Н. В. Эколого–морфологическая структура и фенетический анализ популяций обыкновенного ужа (Serpentes, Colubridae, *Natrix natrix*) Нижнего Поволжья: Автореф. дис... канд. биол. наук. Саратов, 2003. 19 с.

ПАВЛОВ А.В., ПЕТРОВА И. В. О двух видах ужеобразных (Colubridae) Саралинского участка Волжско-Камского государственного природного заповедника // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии. Тольятти, 2005. Вып. 8. С. 135–143.

ПАВЛОВ А. В., ПЕТРОВА И. В. Об уникальной популяции медянки обыкновенной (*Coronella austriaca*) Волжско-Камского заповедника // Роль и задачи особо охраняемых природных территорий в современной России: Сб. мат. Всерос. науч.-практ. конф. – Йошкар-Ола, 2013. С. 122–127.

ХАБИБУЛЛИН В. Ф. Фауна пресмыкающихся Республики Башкортостан. Уфа: Изд-во Башкирск. ун-та, 2001. 128 с.

ХАЙРУТДИНОВ И. З. Некоторые новые данные по герпетофауне Раифского участка Волжско-Камского государственного природного заповедника // Современная герпетология. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2003. Т. 2. С. 158–159.

ЦВЕТКОВ С. А. Влияние антропогенных факторов на сообщество наземных позвоночных животных Саралинского участка Волжско-Камского заповедника // Уч. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2008. Т. 150. Кн. 4. С. 241–251.

ЩЕРБАК Н. Н., ГОЛУБЕВ М. Л. Гекконы фауны СССР и сопредельных стран. Киев: Наук. думка, 1986. 231 с.

ЩЕРБАК Н. Н., ЩЕРБАНЬ М. И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев: Наук. думка, 1980. 268 с.

ЧУГУЕВСКАЯ Н. М. Ужи (Serpentes, Colubridae, *Natrix*) Волжского бассейна: экология и охрана: Автореф. дис... канд. биол. наук. Тольятти, 2005. 19 с.

BOULENGER G. A. The snakes of Europe. London: Methusen and Co. Ltd., 1913. 270 p.

GUICKING D., LAWSON R., JOGER U. and WINK M. Evolution and phylogeny of the genus *Natrix* (Serpentes: Colubridae) // Biol. J. of the Linnean Society. 2006. Vol. 87. P. 127–143.

HOPKINS P. W. A melanistic Spanish smooth snake (*Coronella a. austriaca*) // Doñana Acta Vertebr. 1976. Suppl. 3. P. 93–96.

KABISCH K. *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) – Ringelnatter // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/IIA: Schlangen II. Wiebelsheim: Aula-Verlag, 1999. P. 513–580.

MAJERUS M. E. N. Melanism: Evolution in Action. Oxford University press, 1998. 338 p.

MALKMUS R. *Coronella austriaca acutirostris* subspec. nov. aus dem Nordwesten der Iberischen Halbinsel (Reptilia: Serpentes: Colubridae) // Zool. Abh. (Dresden). 1995. Vol. 48. Suppl. 3. P. 265–278.

NAJBAR B. The occurrence and the characteristics of *Coronella austriaca austriaca* (Laurenti, 1768) (Serpentes: Colubridae) in western Poland // Acta zoologica cracoviensia. 2006. Vol. 49A (1–2). P.33–40.

PERNETTA A. P., READING C. J. Observation of two melanistic smooth snakes (*Coronella austriaca*) from Dorset, United Kingdom // Acta Herpetologica. 2009. Vol. 4. Suppl. 1. P. 109–112.

SANTOS X. ROCA J., PLEGUEZUELOS M., DONIARE D. Carranza Biogeography and evolution of the Smooth snake *Coronella austriaca* (Serpentes: Colubridae) in the Iberian Peninsula: evidence for Messinian refuges and Pleistocenic range expansions // Amphibia–Reptilia. 2008. Vol. 29. P. 35–47.

SPELLERBERG J. F., PHELPS T. E. Biology, general ecology and behaviour of the snake, *Coronella austriaca* Laurenti // Biol. J. of the Linnean Society. 1977. Vol. 9. Is. 2. P. 133–164.

UETZ, P., FREED, P. AND JIRÍ HOŠEK (eds.). The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, accessed at October 25, 2016.