

© 2008 А.Г. Бакиев*, А.Л. Маленев*, Н.А. Четанов*,
О.В. Зайцева*, А.Н. Песков**

ОБЫКНОВЕННАЯ ГАДЮКА *VIPERA BERUS* (REPTILIA, VIPERIDAE) В ВОЛЖСКОМ БАССЕЙНЕ: МАТЕРИАЛЫ ПО БИОЛОГИИ, ЭКОЛОГИИ И ТОКСИНОЛОГИИ

В статье обобщены литературные и оригинальные данные, которые касаются биологии, экологии и токсинологии обыкновенных гадюк *Vipera berus*, населяющих бассейн реки Волга. Рассматриваются региональная синонимика, морфологические признаки, внутривидовая систематика, географическое распространение и биотопическое распределение, численность и плотность, сезонная и суточная активность, отношение к температуре, линька, размножение, продолжительность жизни, питание, защитное поведение, свойства яда.

Ключевые слова: обыкновенная гадюка, Волжский бассейн.

Bakiev A.G., Malenyov A.L., Chetanov N.A., Zaitseva O.V., Peskov A.N.
COMMON ADDER *VIPERA BERUS* (REPTILIA, VIPERIDAE) IN
VOLGA RIVER BASIN: MATERIALS ON BIOLOGY, ECOLOGY AND
TOXINOLOGY

In article the literary and original data which concern biology, ecology and toxinology of common adders *Vipera berus*, occupying a Volga river basin are generalized. The regional synonymy, morphological attributes, intraspecific systematization, geographical distribution and biotopical distribution, number and density, seasonal and daily activity, the relation to temperature, a moult, duplication, life expectancy, feeding, protective behaviour, properties of venom are considered.

Key words: common adder, the Volga river basin.

Валидное полное научное название обыкновенной гадюки – *Vipera berus* (Linnaeus, 1758). Вид описан К. Линнеем под биноменом *Coluber berus*. По оригинальному обозначению Линнея, типовая территория вида – Европа: «Habitat in Europa» (Linnaeus, 1758, p. 217). Однако после изучения типового материала (Mertens, Müller, 1940, S. 55) произведено ограничение типовой территории. Terra typica restricta: Упсала (Швеция).

Обыкновенная гадюка на территории Волжского бассейна обозначалась, кроме биомена *Vipera berus*, следующими латинскими названиями.

Coluber prester – Pallas, 1771: 40; Лепехин, 1772: 172; Паллас, 1773: 63; Falk, 1786: 413; Georgi, 1801: 1879; Eversmann, 1845: 124; Аммон, 1928: 50.

* Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти

** Национальный парк «Самарская Лука», Жигулевск

Coluber berus – Pallas, 1771: 157; Falk, 1786: 413; Georgi 1801: 1879; Dwigubsky, 1802: 48; Зябловский, 1810: 266; Двигубский, 1832: 28; Никольский, 1916: 227; Румянцев, 1926: 80; Аммон, 1928: 50; Бажанов, 1930: 69; Положенцев, 1935: 90; Соболевский, 1956: 206.

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 cherssea – Pallas, [1814]: 53; Eichwald, 1831: 172; Двигубский, 1832: 29.

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

Vipera prester – Pallas, [1814]: 51; Eichwald, 1831: 172; Двигубский, 1832: 29.

Pelias berus – Двигубский, 1832: 28; Белов, 1887: 94; Круликовский, 1888: 234; 1901: 1; 1915: 6; Ильин, 1900: 65; Семенов, Семенов, 1902: 107.

Pelias prester – Двигубский, 1832: 29.

Pelias cherssea – Двигубский, 1832: 29.

Coluber cherssea – Двигубский, 1832: 29.

Vipera berus prester – Огнев, 1908: 61.

Coluber berus berus – Дрягин, 1926: 119; Предтеченский, 1928: 11.

Coluber berus prester – Дрягин, 1926: 119; Предтеченский, 1928: 11.

Vipera berus var. *sphagnosa* – Krassawzeff, 1932: 80.

Vipera (= *Pelias*) *berus* – Пузанов и др., 1955: 481.

Vipera nikolskii – Ведмедеря и др., 1986: 84; Табачишин и др., 1995: 54; 1996: 60; Завьялов, Табачишин, 1997: 168; Ананьева и др., 1998: 551; 2004: 205; Божанский, Польшова, 1998: 58; Вехник, Саксонов, 1998: 307; Орлова, Семенов, 1999: 445; Польшова, Польшова, 2000: 67; Соколов, Лада, 2000: 236; Завьялов и др., 2002: 68; Дунаев, Орлова, 2003: 313; Хабибуллин, 2004: 156; Кайбелева и др., 2005: 55.

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; Кайбелева и др., 2005: 55; Великов и др., 2006: 41.

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

Описание. На основании данных, приведенных в ряде публикаций (Krassawzeff, 1932; Марков, 1952; Баринов, 1982; Старков, 1995; Табачишин и др., 1996; Ганщук, Литвинов, 1999; Литвинов, Ганщук, 1999б; Бакиев и др., 2000; Павлов, Павлов, 2000; Ганщук и др., 2001; Пестов и др., 2001; Павлов и др., 2004; Ручин, Рыжов, 2006), значения общепринятых метрических и меристических внешних морфологических признаков, которые относятся к территории Волжского бассейна в целом, следующие: *L.* 765 мм, *L./L.cd.* 4,8–7,4 (самцы), 6,3–11,8 (самки); *Sq.* 16–23, обычно 21; *Ventr.* 132–171 (самцы), 137–171 (самки); *A.* 1; *Scd.* 36–51 (самцы), 28–42 (самки) пар; *Lab.* 7–10, обычно 8–9.

Зрачок у обыкновенной гадюки, как и у обитающей в Волжском бассейне восточной степной гадюки *V. renardi* (Christoph, 1861), вертикальный. В отличие от последней, кончик морды *V. berus* закруглен (верхнебоковые края морды *V. renardi* заострены). Носовое отверстие крупное, прорезано в середине носового щитка (у *V. renardi* ноздря небольшого размера, прорезана в нижней части или, редко, посередине носового щитка). С межносным щитком на верхнем переднем крае морды соприкасаются 2 апикальных чешуйки (у *V. renardi*, как правило, одна апикальная чешуйка).

Окраска и рисунок тела у обыкновенных гадюк в Волжском бассейне сильно варьируют. Крайние варианты окраски верха обыкновенной гадюки – это полностью черные особи (меланисты) и змеи, имеющие светлый (почти белый) фон с темной зигзагообразной полосой на спине вдоль хребта, с X-образным рисунком в задней части головы и боковым узором (пятна, короткие полосы) вдоль всего тела. Между этими вариантами существует много переходных форм, у которых цвет фона спины серый, коричневый, оранжево-красный, кирпичный. Зигзагообразная полоса на спине может быть не сплошной, а рассеченной, либо замещаться пятнами. Рисунок на голове и боковой узор на теле могут отсутствовать. В различных популяциях встречаются различные комбинации элементов окраски и рисунка, и наблюдается варьирование соотношения доли «темных» и «пестрых» гадюк. Такая вариабельность может быть обусловлена большой генетической гетерогенностью вида на протяжении ареала, характером отбора в различных его частях и приспособительным значением черной морфы в разных условиях существования (Andrén, Nilson, 1981). Окраска может меняться с возрастом: о черной гадюке давно сообщалось, что молодь у нее «медного цвета» (Северцов, 1855, с. 89) с пестрой окраской (Пенго, 1870).

Систематика. В последнее время почти всеми специалистами признаются, как минимум, 2 подвида: *Vipera berus berus* (Linnaeus, 1758) и *V. b. bosniensis* Boettger, 1889. При этом сахалинская гадюка считается самостоятельным видом *V. sachalinensis* Tzarevsky, 1916 или подвидом обыкновенной гадюки *V. b. sachalinensis*. Подвидовая форма *V. b. seoanei* Lataste, 1879 стала рассматриваться в качестве самостоятельного вида *V. seoanei*. Лесостепная гадюка, или гадюка Никольского выделяется либо как самостоятельный вид *V. nikolskii* Vedmederja et al., 1986 (Грубант и др., 1973а; Ведмедеря и др., 1986; Табачишин и др., 1995, 1996; Шляхтин и др., 1995, 2001; Joger et al., 1995; Завьялов, Табачишин, 1997, 1998; Vozhansky, Orlova, 1997; Ананьева и др., 1998, 2004; Кудрявцев, Мамет, 1998; Магдеев, 1999; Орлова, Семенов, 1999; Божанский, 2001; Старков, Уткин, 2001, 2003; Шляхтин и др., 2001; Tabatschischina u. a., 2002; Табачишина и др., 2004; Великов и др., 2006), либо как отдельный подвид обыкновенной гадюки *V. b. nikolskii* (Бережной, 1989; Joger et al., 1997, 2003; McDiarmid et al. 1999; Бакиев, Кренделев, 1999; Бакиев и др., 1999, 2001; Павлов, Замалетдинов, 2002; Bakiev, 2002; Kalyabina u. a., 2002; Zinenko, 2002; Зиненко, 2003а, б; Калябина и др., 2003; Мильто, 2003; Песков, 2003а; Песков и др.,

2003а; Milto, Zinenko, 2003, 2005; Павлов и др., 2004; Зиненко и др., 2005; Bakiev u. a., 2005; Sokolov, 2005), либо как внутривидовая форма номинативного подвида *V. b. berus* (Кузьмин, Семенов, 2006). В настоящее время мы придерживаемся той точки зрения, что гадюка Никольского является самостоятельным подвидом обыкновенной гадюки.

Распространение. Ареал простирается в Евразии. Северная граница 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 самостоятельный вид *V. sachalinensis* Tzarewsky, 1916, а не подвид *V. b. sachalinensis*.

Обыкновенная гадюка распространена в настоящее время по правобережной части бассейна Волги к северу от 51° с.ш. и по левобережной – от 52° с.ш. Обозначенная в определителе А.Г. Банникова и соавторов (1977) южная граница ареала в Волжском бассейне не охватывает известные к настоящему времени места находок в Республике Башкортостан, Саратовской и Ульяновской областях (рис. 1). На рис. 1 не отмечен как место находки Природный парк «Щербаковская балка» в Камышинском районе Волгоградской области (Завьялов, Табачишин, 1997; Махина, 2005), поскольку современное обитание вида там не подтверждается нашими полевыми исследованиями (2003–2005, 2007 гг.).

Влажность мест обитания считается фактором, лимитирующим распространение вида на юг. Обитание на юге ареала в Поволжье тесно связано с районами, подверженными высокому увлажнению, и приурочено, главным образом, к поймам рек (Шляхтин и др., 2001).

Распространение вида в Волжском бассейне в значительной степени определяется масштабами деятельности человека. Неоднократно отмечавшаяся в 1960-е годы лишь немногим севернее Волгограда обыкновенная гадюка исчезла здесь в связи с интенсивным хозяйственным освоением территории (Кубанцев, Колякин, 1989; Кубанцев, 1996). Разрушение местообитаний обыкновенной гадюки приводит к инсуляризации ареала, распадающегося на изолированные участки.

До недавнего времени считалось, что европейскую часть России, включающую и Волжский бассейн, населяет один номинативный подвид обыкновенной гадюки *V. b. berus* (Linnaeus, 1758). К настоящему моменту в европейской части России установлено обитание еще одной формы, гадюки Никольского, признаваемой нами лесостепным подвидом *V. b. nikolskii* Vedmederja et al., 1986. В пределах Волжского бассейна располагается

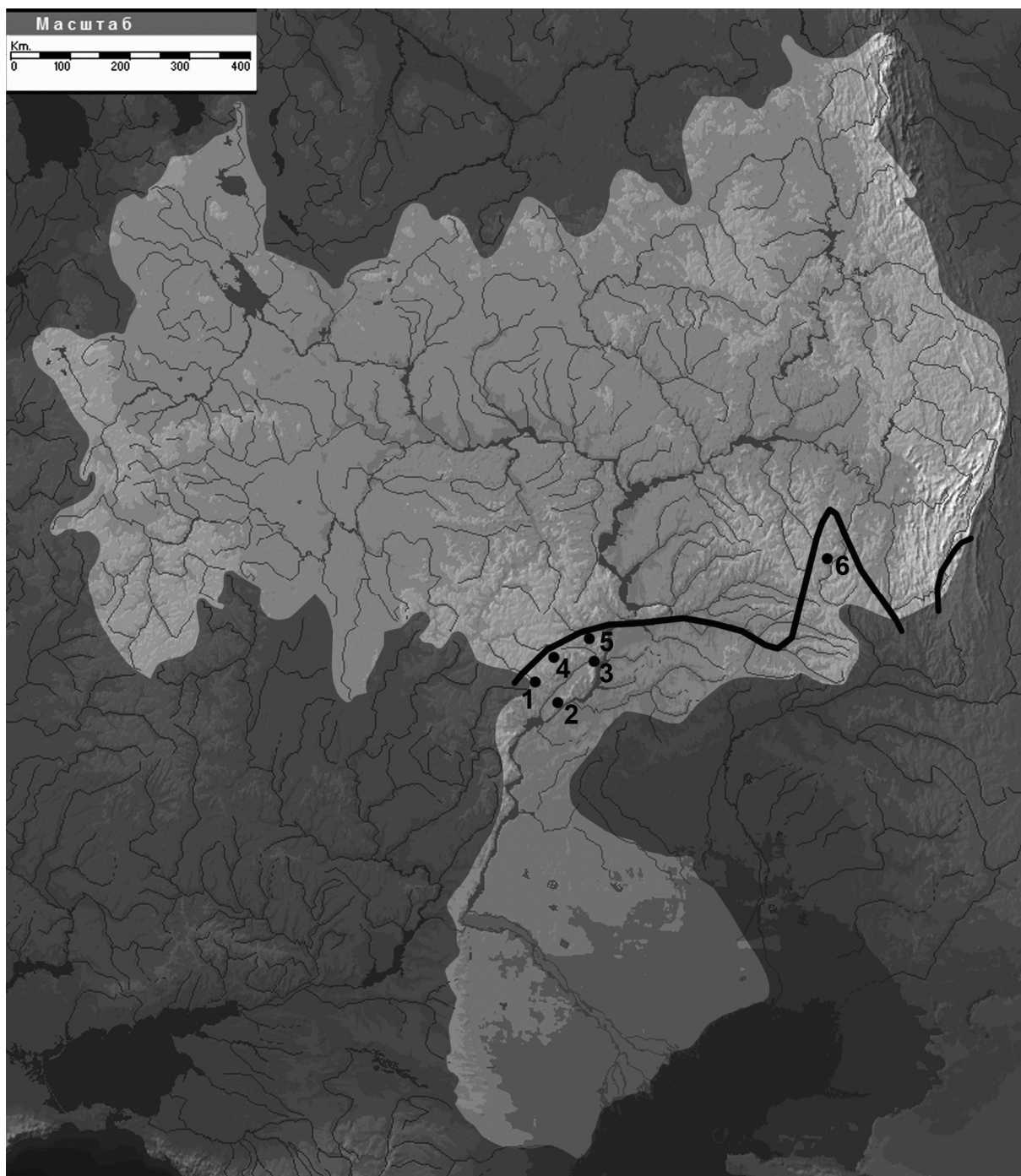


Рис. 1. Южная граница ареала обыкновенной гадюки, обозначенная в определителе А.Г. Банникова и соавторов (1977), и выходящие за ее пределы места находок:

1) Саратовская область, Базарно-Карабулакский р-н, окр. с. Алексеевка (Завьялов и др., 2003, 2006); 2) Саратовская область, Воскресенский район, Михайловский заказник (Завьялов, Табачишин, 1998); 3) Саратовская область, Хвалынский район, окр. г. Хвалынский (Завьялов и др., 2002, 2006); 4) Саратовская область, Вольский район, Черкасский заказник (Завьялов, Табачишин, 1998); 5) Ульяновская область, Новоспасский район, 6 км восточнее р.п. Новоспасское (Кривошеев и др., 2002); 6) Республика Башкортостан, Альшеевский район, д. Шафраново (Хабибуллин, 2001).

зона интерградации *V. b. berus* и *V. b. nikolskii*. Так, гадюки, обитающие в окрестностях г. Самара, имеют промежуточные значения внешних меристических признаков двух подвидов, при этом окраска тела и морфология гемипенисов характерны для гадюки Никольского, а по последовательности нуклеотидов гена цитохрома *b* и специфическим фракциям ядовитого секрета самарские гадюки могут быть идентифицированы как *V. b. berus* (Песков и др., 2003; Старков, Уткин, 2003; Павлов и др., 2004; Bakiev u. a., 2005). Выявлены и популяции (Чувашия, Пермская область), в которых морфология гемипенисов у одних самцов характерна для *berus*, у других – для *nikolskii*, причем в числе последних имелись не только черные, но и пестрые особи (наши сборы, определение Н.Л. Орлова и К.Д. Мильто). Границы интерградационной зоны номинативной и лесостепной форм требуют уточнения. Ниже мы попытаемся показать, что популяции, наиболее близкие к подвиду *V. b. nikolskii*, выявляются в Волжском бассейне на его западе, у водораздела с бассейном Дона.

Стации, численность и плотность. Обыкновенная гадюка неравномерно распределяется в лесных и лесостепных районах, предпочитая смешанные леса, точнее – поляны, опушки, берега водоемов и тому подобные экотопы в смешанных лесах или около них. Выбор места обитания обуславливается комплексом условий – степенью влажности биотопа, наличием укрытий (летних и особенно зимних), степенью инсоляции, кормностью местности, наличием факторов беспокойства. Весной и осенью гадюки часто встречаются на открытых участках около зимовок. Летом гадюки предпочитают возвышения среди массивов верховых болот, пограничные участки леса между низменными влажными и возвышенными сухими местами, пойменные территории с травянисто-кустарниковой растительностью, облесенные или поросшие кустарником южные, восточные и западные склоны берегов рек, озер и оврагов, в лесах – опушки, поляны, возвышенности, гари, вырубки, поросшие брусникой, малиной или другими, характерными для данной местности видами полукустарников и кустарников.

В антропогенном ландшафте змеи могут попадаться в лесопарках, на границах с сельхозугодьями, в огородах, заброшенных постройках. Обыкновенная гадюка – это мезотопный вид, тяготеющий в летние месяцы к увлажненным местам. На юге ареала, в Волгоградской области, места встреч вида относятся к лесам, влажным болотистым участкам (Кубанцев и др., 1962). Но и в пунктах, находящихся севернее, гадюки не избегают участков с высокой влажностью. Так, А. Межаков (Mejakoff, 1857) пишет, что в Вологодской губернии обыкновенная гадюка предпочитает увлажненные болота, покрытые мхом.

Огромное воздействие на биотопическое распределение и численность обыкновенной гадюки оказывает деятельность человека. К примеру, до затопления пойм Волги и Камы гадюки встречались (весной – вдоль поля, летом – в лугах, осенью – по склону материковой террасы) местами в больших количествах, особенно в период весеннего половодья. В это вре-

мя на узкой, 10–20 м шириной, полосе между полем и склоном материковой террасы можно было встретить до 24 гадюк на 1 км маршрута (Гаранин, 1988). В последние годы по берегам водохранилища местами отмечается не более двух гадюк на 1 км, а на больших пространствах они совершенно исчезли. Оказалось, что эти змеи не выносят постоянного беспокойства, связанного с пребыванием людей на берегах водохранилища в течение всего сезона (Павлов и др., 2004).

Обыкновенная гадюка, населяющая Московскую область, как писал около полувека назад Н.И. Соболевский (1956, с. 206), была найдена во многих ее районах, «но почти повсюду встречается редко. Несколько более часто встречается она в Подольском районе». Позже специалистами Московского серпентария А.В. Огневым и Ю.М. Лаптиковым (1989) сообщалось о влиянии торфоразработки в некоторых областных районах на динамику численности гадюки. В Московской области, в окрестностях д. Щитьково (20 км к юго-востоку от г. Волоколамска), на участке верхового болота площадью около 10 га была зарегистрирована зимовка гадюк, где до 1986 г. число змей оценивалось примерно в 1500 экз. В 1986 г. началось осушение болота, а к февралю 1987 г. была освоена вся площадь. В результате змеи, выходявшие из зимовки, не смогли преодолеть мелиоративных канав и погибли в ледяной воде. По учету, проведенному в мае 1987 г., количество змей на этой зимовке не превышало 80–100 особей. Однако те же торфяные карьеры, ранее разработанные, со временем, при зарастании, становятся более качественными местами зимовок, чем сфагновые болота, им предшествующие. Подобное наблюдалось в окрестностях д. Ушаково Лотошинского района Московской области. До проведения мелиорации (1960–1965 гг.) там, по опросным данным, отмечались лишь единичные экземпляры – до 5 встреч в год. В 1987 г. на заброшенных карьерах гадюка стала многочисленным видом – до 10 экз./га (Огнев, Лаптиков, 1989).

В относительно слабо промышленно затронутых районах Татарстана численность вида местами сохраняется на уровне до 4–5 экз./км маршрута (Наумкина, Павлов, 2006). На Раифском участке Волжско-Камского заповедника фактор беспокойства – нашествие грибников – видимо, оказался «последней каплей», вызвавшей исчезновение гадюки, численность которой была подорвана с появлением кабана. При этом, однако, в Татарстане отмечаются случаи выживания гадюк на садовых участках в Западном Предкамье и в Предволжье (Павлов и др., 2004). По мнению Б.С. Кубанцева (1996), именно в результате хозяйственного освоения территории Нижнего Поволжья исчезла популяция, населявшая еще в 1960-х годах северные окрестности г. Волгоград.

В наиболее освоенных (главным образом в сельскохозяйственном отношении) районах новые «очаги» формируются в результате вытеснения обыкновенной гадюки на изолированные участки с ранее населенных ею обширных территорий, где были подходящие для обитания условия. Часто при этом гадюка осваивает непригодные для деятельности человека уголья

(овраги, склоны, болота и т.п.), расположенные по соседству с жильем и зонами отдыха людей.

В Тамбовской области вид, будучи в целом редким (0,1–0,5 экз. в пересчете на 1 км маршрута), в отдельных местах образует «очаги» с плотностью до 50 особей на гектар (Соколов, Лада, 2000). В Тульской области весной отмечалось до 17 экз./км, наблюдается сокращение численности, связанное с развитием туризма (Миллер и др., 1985). В Западном лесничестве Дарвинского заповедника в 1969–1975 гг. учтено 289 обыкновенных гадюк на маршрутах общей протяженностью 3621 км, их наибольшая численность указывается в сухом (133 гадюки, или 46,0% от общего числа учтенных) и сфагновом («много») сосняках, где гадюки обитают постоянно; в остальных биотопах лесничества численность гадюк значительно меньше и держатся они там не постоянно, а в отдельные периоды; наименьшая встречаемость (5 шт., или 1,7%) наблюдается в заболоченном смешанном лесу (Белова, 1977). По данным из Западного лесничества за 1969–1976 гг., всего учтено 340 гадюк. Гадюки были встречены во всех биотопах, кроме сфагновых болот. Максимальная численность наблюдалась в сухом сосняке (174 экз.). Встречаемость в разных биотопах колебалась от 0,1 экз./км (сухой сосняк) до 0,03 экз./км (заболоченный смешанный лес) (Белова, 1978). В Ивановской области, по данным 1986–1996 гг., обыкновенная гадюка предпочитает биотопы со значительным количеством укрытий: верховые болота (1,7–3,0 экз./км), осоковые болота (до 0,76 экз./км), хвойные посадки (0,7–0,8 экз./км), вырубki (0,3–0,6 экз./км), торфяные поля (0,4 экз./км), долины рек (0,23 экз./км) (Гусева, 1998). На юге Ивановской области отмечена высокая, по сравнению с другими ее районами, встречаемость, которая в 1996–2000 гг. на территории Клязминского бобровыхухолевого заказника в среднем достигала 0,54 экз./км (Гусева, Горбачева, 1999; Гусева, 2001). В Нижегородской области максимальная встречаемость отмечена в Володарском районе – до 10,7 экз./км (Пестов и др., 2001, 2002). В Ичалковском районе Мордовии, на территории Национального парка «Смольный», по данным учетов 1998–1999 гг., на маршрутах общей протяженностью 4 км встречено 9 особей (Астрадамов и др., 2002), что составляет 2,25 экз./км. В Красной книге Республики Мордовия сообщается: «В конце 1970 – начале 1980-х гг. в Симкинском лесничестве Большеберезниковского района на 100 км учетных маршрутов приходилось 0,1 встречи обыкновенной гадюки. В настоящее время в этом районе численность до 2 ос. на 5 км маршрута. В целом по национальному парку «Смольный» обычна, а в некоторых лесничествах многочисленна. В Ковылкинском районе численность 2 ос. На 1 км, в Краснослободском – 0,8, в Лямбринском – 1,4, в Мордовском заповеднике – 0,4» (Ручин, 2005, с. 178). В Пензенской области, на участке «Верховья Суры» заповедника «Приволжская лесостепь», обыкновенные гадюки концентрируются на заболоченных лугах, по поймам, на увлажненных вырубках. Здесь встречается 0–6, 0–3, 1–5 экз./км соответственно. Реже – до 1 экз./км – эти змеи отмечаются на водоразделах (Павлов, 2002). В восточных районах Пензенской

области, по данным учетов 1996–2001 гг., встречаемость варьирует от 0,25 до 17 экз./км (Ермаков и др., 2002). В Башкирском заповеднике, по результатам учетов летом 1984 г. (Шошева, 1985), средняя численность на 10 км маршрута равна 0,93 экз. В Башкортостане, на высокотравных лугах в долине реки Лемеза и береговых уступах южной экспозиции, по данным за июль – начало августа 1995–1997 гг., на 100 м маршрута можно встретить до 2 особей (Яковлева, 1998).

В Камском Предуралье отмечалась максимальная численность 4 экз./км при плотности от 2,0 в середине лета до 16,0 экз./га в мае (Литвинов, Ганщук, 1999а). Однако недавно, по личному сообщению Н.А. Литвинова, при обследовании одного из склонов южной экспозиции, выявлено еще более плотное скопление: в Кунгурском районе Пермской области 6 мая 2007 г. на участке с примерными размерами 30×100 м было поймано 15 взрослых обыкновенных гадюк (8 светлых и 7 темных, 11 самцов и 4 самки), что в пересчете на гектар составляет 50,0 особей. В Московской области обыкновенная гадюка встречается «очагами», придерживаясь бассейнов крупных рек, плотность населения в таких местах может достигать 90 экз./га (Дунаев, 1999). А.В. Огнев и Ю.М. Лаптиков (1989), проводившие учеты в 1980–1987 гг., отмечают наибольшую плотность населения и самое большое количество встреч для Талдомского (70 точек, 3960 встреч, 0,4 экз./га) и Лотошинского (12 точек, 1581 встреча, 0,5 экз./га) районов; далее следуют Волоколамский (10 точек, 1359 встреч, 0,05 экз./га), Клинский (18 точек, 176 встреч, 0,03 экз./га), Ногинский (11 точек, 111 встреч, 0,02 экз./га), Павлово-Посадский (26 точек, 285 встреч, 0,01 экз./га), Орехово-Зуевский (15 точек, 154 встречи, 0,01 экз./га), Шатурский (8 точек, 84 встречи, 0,01 экз./га) и Серпуховский (7 точек, 46 встреч, 0,01 экз./га) районы. Единичные находки гадюк отмечены Огневым и Лаптиковым (1989) в Балашихинском, Дмитровском, Загорском, Истринском, Каширском, Луховицком, Солнечногорском, Коломенском и Люберецком районах Московской области. В пригородной зоне Москвы гадюки лучше, чем в других местах Подмосковья, сохранились на северо-востоке, например, в окрестностях г. Реутов (Окулова и др., 2003). На Самарской Луке, по результатам учетов 1971–1979 гг., отмечается плотность от 0,42 (берег Волги у сел Широково и Гаврилова Поляна) до 20,0 экз./га (Жигулевский заповедник, район пос. Гудронный) (Баринев, 1982).

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 экземп-

ляров, но в этой работе уточнялось, что при оценке численности использованы «нижние пределы плотности». По нашим данным (1993–2008 гг.), плотность в окрестностях Горелого Хутора достигает 40–50 экз./га, если учесть 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.

Не только весной, но и в летнее время обыкновенная гадюка также может образовывать скопления в особо благоприятных местах. Так, 19 июня 1997 г. в Мелекесском районе Ульяновской области у с. Ивановка отмечена плотность до 50 экз./га (Кривошеев, 2002). В июле 1980 г. в Лопатинском районе Пензенской области у с. Бузовлево на 1 га склона оврага в лиственном лесу обнаружено 28 особей, в июле 1993 г. в нежилой деревне Александровка Земетчинского района на площади 1–1,5 га учтено 17 особей (Ильин, 1995).

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). Представленные ими данные являются явно завышенными по отдельным районам (Павлов и др., 2004).

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). Наоборот, после многоснежной зимы летом 1941 г. в Башкирском заповеднике отмечалась высокая встречаемость гадюк по сравнению с 1940 г. (Кириков, 1953).

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 Института экологии Волжского бассейна РАН хранится самец обыкновенной гадюки, отловленный на левом берегу Суры (Ульяновская область, Карсунский район, окр. с. Татарская Голышевка) 9 июня 2001 г.: данный экземпляр был замечен плывущим в реке и пойман В.А. Кривошеевым (лич-

ное 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.

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 м² (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., 2004).

См. также раздел «Сезонная и суточная активность».

Сезонная и суточная активность. В Подмоскowie гадюки появляются после зимовки в конце марта – начале апреля, когда еще даже не сошел снег (Дунаев, 1999). В Тульской области обыкновенная гадюка появляется в первых числах апреля, как правило, на несколько дней раньше обыкновенного ужа; на зимовку уходит обычно в первой половине октября (Миллер и др., 1985); в 2002 г. отмечено раннее появление гадюк – 23 марта – у п. Краинка Суворовского района (Рябов и др., 2002); в 2004 г. – 28 марта – в Веневском районе, в окрестностях д. Дедиловские Выселки, на склонах старого заброшенного карьера, заросшего лесом (Рябов, 2004). В Дарвинском заповеднике в 1947–1960 и 1965–1966 гг. зимовка длилась $181 \pm 7,4$ дня и варьировала по годам в зависимости от метеорологических условий, прекращение зимовки наблюдалось с 30 марта по 4 мая, а уход на зимовку – с 18 сентября по 22 октября (Чан Кьен, 1967). В Западном лесничестве Дарвинского заповедника в 1969–1975 гг. выход после зимовки отмечался в начале апреля, а уход на нее – в конце сентября – начале октября, при этом активный период определяется в 5,0–5,5 месяцев (Белова, 1977). По сведениям из названного лесничества за 1969–1976 гг., первая встреча датируется 3 апреля, последняя – 27 октября (Белова, 1978).

Н.В. Шибанов (1939), приводя сведения о гадюке под Москвой, пишет: «В более южных частях средней полосы Союза, как то засвидетельствовано рядом авторов, гадюки в середине лета впадают в летнюю спячку приблизительно недели на 3» (с. 772).

По данным из монографии В.И. Гаранина (1983), средний годовой период активности вида в Волжско-Камском крае составляет 137 дней. Самая ранняя для Волжско-Камского края встреча – 31 марта – отмечена в 2007 г. в Пермской области (Н.А. Литвинов, личное сообщение) и в Ставропольском районе Самарской области, в окрестностях с. Жигули, а самая поздняя – в Татарстане, где 7 ноября 2005 г. в больницу Нижнекамска доставлен укушенный гадюкой на даче (Наумкина, Павлов, 2006).

Зимовка гадюк проходит в земле ниже слоя промерзания, чаще в норах грызунов, кротов, в ходах сгнивших корней деревьев, в пустотах торфяников, карстовых полостях, под стогами сена и т.п. Здесь эти змеи могут располагаться самостоятельно, либо с другими рептилиями (веретеницами, живородящими ящерицами, ужами) и амфибиями (серыми жабами, травяными лягушками, обыкновенными тритонами), даже млекопитающими (северный кожанок) (Калецкая, 1956; Viitanen, 1967). 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). В зимних убежищах гадюки находятся поодиночке или небольшими группами, реже образуют большие скопления. 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 $+0,5...+4,5^{\circ}\text{C}$ (Дробенков, 2001). 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°C в первую очередь погибают мелкие особи (Павлов и др., 2004). В Польше смертность половозрелых особей во время зимовок достигает 15%, молоди – 30–40% (Juszczuk, 1974), в Финляндии – соответственно 33–35 и 54% (Voženílek, 2000). N. Rainer (1987) отмечает 80%-ную выживаемость взрослых змей в Швейцарских Альпах в течение трех лет.

Весной первыми из зимних убежищ появляются на поверхности самцы, когда еще лежит снег; 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 $+5^{\circ}\text{C}$ (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 $2-2,5^{\circ}\text{C}$ за 30 минут;

самцы, появляющиеся первыми, выползают уже при +2°C у нор, самки – при +4°C и выше.

В Дарвинском заповеднике, по данным за 1965–1966 гг., количественное соотношение самцов и самок за сезон активности изменяется от 3,27 (в апреле и мае) до 0,53 в июне, что объясняется разной активностью обоих полов (Чан Кьен, 1967). На территории Западного лесничества Дарвинского заповедника, где проводились исследования в апреле–сентябре 1969–1976 гг., наибольшая встречаемость гадюк отмечалась при массовом выходе с зимовки в мае (80 из 340 экз.), наименьшая – в сентябре (32 экз.), когда они начали уходить на зимовку (Белова, 1978).

Степень активности в разное время суток зависит от погодных условий. Так, летом при ясной жаркой погоде активность приходится на утренние, вечерние и даже ночные 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).

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. 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°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 6–35°C наблюдалось после воздействия постоянных температур в течение 2 недель: у гадюк, содержащихся при 15°C, уровень обмена выше, чем у адаптированных к высоким температурам (18°), и ниже, чем у адаптированных к низким (10°) (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), остановимся 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°. 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° 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 0,93–0,96.

Как пишет Коросов (2000), сигналом для смены позы служит превышение разности между температурой покровов и внутренних слоев тела гадюки порогового значения в 1,4°. Важно отметить, что этот модельный порог (1,4°) практически равен реальной средней разнице между наружной и внутренней температурами у гадюк в природе (1,6°). 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 терморцепторов кожи Коросов (2006) называет вторым (сигнальным) контуром обратной связи, работа которого уточняет работу первого контура – контроля за температурой тела (внутренние терморцепторы). 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°C на расстоянии 20–30 см гадюка точно чувствует поверхность, нагретую до 24–30°C. Гадюки реагируют на близкие (20–40 см) предметы, которые теплее покровов тела на 3–6°, и Коросов берет для модели 6° в качестве критерия выхода гадюки из убежища. За 1 минуту обездвиженная гадюка нагревается на солнцепеке в среднем на 0,92°. Расчеты показывают, что солнечная радиация может обеспечить нагревание только на 0,5°, остальное излучение поступает от нагретых предметов, окружающих гадюку, с общей площадью около 60 см². Во время «свободного» нагревания температура наружных покровов тела превышает температуру внутренних слоев в среднем на 1,5°.

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°, что позволяет Коросову предложить приблизительную формулу, согласно которой температура тела равна температуре субстрата или легкого укрытия плюс 10° (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° 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).

Термобиология обыкновенной гадюки изучалась на территории бассейна Верхней Волги в 1966–1967 гг. Чан Кьеном. В автореферате кандидатской диссертации он пишет, что на территории Дарвинского заповедника «температура тела гадюк варьировала от 9°C до 31°C. Оптимальная температура тела взрослых самцов $24,8 \pm 0,45^\circ\text{C}$, взрослых самок – $25,45 \pm 0,34^\circ\text{C}$, полувзрослых обоих полов – $25,86 \pm 0,41^\circ\text{C}$, у беременных – $28,25 \pm 0,63^\circ\text{C}$. Между оптимальными температурами тела небеременных и беременных самок существует достоверная разница ($t=5,47$; $P<0,01$). Зависимость температуры тела от температуры почвы выражается через $r=0,705$ (на солнце) и $r=0,969$, $P<0,01$ (в тени). Зависимость температуры тела от температуры почвенного слоя воздуха выражена через $r=0,816$, $P<0,01$ (на солнце) и $r=0,64$, $P<0,01$ (в тени). Критическая температура тела для взрослых особей обоего пола = $37,25^\circ\text{C}$ » (Чан Кьен, 1967, с. 8–9).

Результаты термобиологических исследований, проведенных в апреле 1994 г. в Валдайском районе Новгородской области и в июле-августе 1993–1994 гг. в Дарвинском заповеднике, приводит И.Ю. Юмашев (1995). За период полевых работ им встречено 104 особи обыкновенной гадюки (в 1993 г. – 45, весной 1994 г. – 23, летом 1994 г. – 36), произведено 100 измерений ректальных температур и 788 измерений параметров окружающей среды. В апреле 1994 г. гадюки появлялись на поверхности после 9 часов утра, когда грунт прогревался выше 12° . У первых появившихся змей ректальная температура на $1\text{--}5^\circ$ превышала температуру поверхности грунта на месте лежки. Между 11 и 14 часами, когда наблюдалось наибольшее количество встреч, температура тела змей держалась на уровне $25,5\text{--}26,0^\circ$ при температуре грунта на лежке $17\text{--}21^\circ$ и $14\text{--}16^\circ$ в воздухе. В дальнейшем ректальная температура постепенно снижалась вслед за падением температур грунта и воздуха, и к моменту ухода змей в укрытия (около 17 часов)

составляла 20–22°. В июле-августе первые встречи отмечались после 8 часов утра. С 8 до 11 часов температура грунта на лежках возрастала с 18 до 24,5°, ректальная температура пойманных в это время гадюк была несколько выше (18–22° в 8 часов и 27–30° в 11 часов). После 11 часов практически все гадюки перемещались в тень, и температура тела змей стабилизируется на уровне 25–26°. К 15–16 часам гадюки покидают поверхность грунта, при этом температура тела и грунта на лежках одинакова (около 26°), в то время как на солнце грунт разогревается свыше 30°. Добровольный минимум температуры тела составил 13° (в апреле 1994 г.), добровольный максимум в 32° отмечен летом 1993 г. и в 34° – летом 1994 г. На основании полученных данных выдвигается предположение, «что температура в 24–26° является оптимальной для обыкновенной гадюки, а температура 13–14° и 32–34° соответственно минимальной и максимальной активного состояния» (Юмашев, 1995, с. 65).

М.В. Пестов и Е.И. Маннапова (1999) полагают, что причиной случаев гибели гадюк в Нижегородском Заволжье, на лесных песчаных дорогах с глубокой колеей и осыпающимися краями, в начале июня 1998 г. (при температуре воздуха днем 28–30°С в тени) послужил тепловой шок. «Видимо, змеи случайно оказались в глубокой колее, не могли быстро выбраться оттуда, перегревались под прямыми лучами солнца и от этого погибали» (с. 88). Следует заметить, что песок отличается низкой теплоемкостью и достаточно высокой теплопроводностью по сравнению с субстратом (валежник, сухая трава и т. д.), на котором обычно встречаются активные гадюки при жаркой погоде.

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°С, при этом температура их тела (в пищеводе) находилась в диапазоне 24,7–34,5°С. Из наших (ранее неопубликованных) 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°С был пойман самец ($L.=470$ мм, $L. cd.=83$ мм), имевший температуру в пищеводе 21,7°С.

Сведения о диапазоне оптимальных температур субстрата, воздуха и тела обыкновенной гадюки, минимальных, средних и максимальных температурах, корреляции температур тела и среды имеются в работах, выполненных на значительном материале из Пермского края (Литвинов, Ганщук, 1997, 1999а, б, 2002, 2003; Ганщук 2001; Ганщук и др., 2001; Ганщук, Литвинов, 1999, 2002; Литвинов 2003, 2004; Litvinov, Ganshchuk, 2003; Четанов, 2007).

Приведем некоторые цифровые данные (табл. 1), 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.

Таблица 1

**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 (η) 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

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 пищевode. 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 ($5,4^{\circ}\text{C}$), чем у второй ($3,3^{\circ}\text{C}$). 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. 1, 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 экспериментальных условиях при одинаковых условиях нагревания черной и светлой особей скорость повышения температуры в клоаке для первой составила $0,21^{\circ}\text{C}/\text{мин.}$, а для второй – $0,25^{\circ}\text{C}/\text{мин.}$: за 64 мин. температура повысилась от $21,4^{\circ}\text{C}$ до $37,5^{\circ}\text{C}$ и $34,6^{\circ}\text{C}$ 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).

См. также разделы «Стации, численность и плотность», «Сезонная и суточная активность», «Размножение».

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 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., 2005). Нормальная линька проходит «чулком», только больные особи линяют ключьями. Обыкновенные гадюки с признаками приближающейся линьки отмечались нами в Волжском бассейне на протяжении практически всего сезона активности, с апреля по сентябрь.

Линька новорожденных по наблюдениям в неволе двух выводков, наступала через 0,5–2 часа после появления на свет, линька третьего выводка прошла только через 5–15 дней после рождения. У особей с маленьким желточным пузырем и у более крупных особей линька наступает раньше, достоверность чего показана биометрически (Чан Кьен, 1967). Другие наблюдения за гадюками, родившимися в условиях неволи (Павлов и др., 2004), показывают, что первая линька происходит в течение первых суток, реже на вторые или третьи сутки после рождения. 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, по наблюдениям за гадюками в условиях террариума, как правило, 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 змеи. 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 (1973б).

См. также раздел «Размножение».

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 Волжском бассейне данные позволяют утверждать, что самцы и самки могут приступать к размножению при меньших размерах. Так, уже сообщалось: самцы, принимающие участие в размножении, имеют длину тела 280 мм и более, самки – 477 мм и более (Гаранин, 1983). В последние годы нами получены материалы о половом созревании самок, имеющих еще меньшие размеры. Так, пойманная в Самаре 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.

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., 2004). В Саратовской области спаривание обычно начинается через 2–3 недели после выхода животных с зимовки (Табачишин и др., 2006).

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 южной части Волжско-Камского края спаривание у обыкновенной гадюки отмечалось до конца апреля (28. 04. 2002 г., Мелекесский район Ульяновской области) – начала мая (09. 05. 1999 г., Волжский район Самарской области). При этом продолжительность периода спаривания обыкновенных гадюк в одном биотопе в один год, по нашим наблюдениям, не превышает 5–12 дней; однако в террариуме брачные турниры и спаривание у пойманных на территории Кировской области в апреле змей мы наблюдали в течение месяца.

ца. Любопытно, что на Самарской Луке, где многие жители не различают водяного ужа и обыкновенную гадюку, ошибочно считается, что гадюки собираются в большие клубки при спаривании. 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, Tegelsström, 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).

В Челябинской области В.И. Огороковым (1964) в 1956 г. встречена самка, у которой было 18 детенышей. Количество эмбрионов у вскрытых самок обыкновенной гадюки, отловленных в бассейне Средней Волги, варьирует от 4 до 23, причем достоверной корреляции между их числом и размерами самки не выявлено, а наибольшее количество эмбрионов отмечено у самок средних размеров (Песков, 2003а; Павлов и др., 2004). В Вологодской области крупная черная самка длиной 875 мм, пойманная 16 августа 1946 г., имела всего двух детенышей на последней стадии эмбрионального развития (Верещагин, Громов, 1947). 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 Тульской области рождение детенышей отмечается в начале сентября (Миллер и др., 1985), по уточненным данным (Рябов и др., 2002, с. 68), «обычно в августе, реже в сентябре». Из утробы самки, добытой в Пригородной Засеке 9 (22) июля 1913 г., «было извлечено 7 яиц с уже довольно развитыми зародышами, но все же с такими, для окончательного развития которых и появления на свет должно было бы потребоваться еще значительное количество времени» (Аммон, 1928, с. 51). Для Ленинградской области и Дарвинского заповедника указываются растянутые сроки рождения – со второй половины июля (редко) до начала сентября, но в массе оно происходит в августе (Чан Къен, 1967). Л.П. Сабанеев (1874) пишет, что гадюки «рождают детенышей во второй половине августа. Так в Ярославском у. 29 августа (1867) мне были принесены змеята, вылезшие из утробы только что убитой самки» (с. 182). Учитывая, что разница между старым и новым стилями составляет для XIX в. 12 суток, в переводе на новый стиль датой, когда убили беременную гадюку, будет 17 августа. 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 u. a., 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 приходятся 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., 2004). В серпентарии Института экологии Волжского бассейна РАН самка (*L.*=640 мм, *L. cd.*=80 мм), отловленная 13 июня 2005 г. в окрестностях с. Городище Ульяновского района Ульяновской области, родила 20 августа одного мертвого (*L.*=145 мм, *L. cd.*=21 мм, масса 2,5 г) и трех живых детенышей (*L.*=132–152 мм, *L. cd.*=16–18 мм, масса 1,9–4,0 г). 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 (Carula et al., 1992).

Еще в середине прошлого века С.А. Чернов (1953) писал про репродуктивный цикл обыкновенной гадюки: «Возможно, не все гадюки размножаются ежегодно и существует предположение, что по крайней 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 (Voženilek, 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). Вместе с этим, имеются наблюдения, показывающие, что различные репродуктивные периоды не всегда объясняется только климатическими факторами: Н.-J. Biella (1980) в Германии близ Варты за семь лет наблюдений одной популяции выявил наличие в ней самок, имеющих 2-, 3- и 4-годовые циклы размножения. 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 поползти 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).

Продолжительность жизни. Ранее принималось, что продолжительность жизни обыкновенных гадюк в природе не превышает 14–15 лет (Чан Кьен, 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. Кижы, 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; Окороков, 1964; Чан Кьен, 1967; Гаранин, 1976, 1977, 1983, 1995; 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 (1953) 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 зем-

новодные» (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. Окорочков (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).

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, 1953, с. 211). Молодые же гадюки, по данным И.С. Даревского (1949), лягушат поедают живьем, не выпуская их изо рта после первого нападения на них.

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 Белоруси 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 биологическом кабинете пединститута 5 месяцев без пищи.

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 убеганию, 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; Кривошеев и др., 2001; Ермаков и др., 2002; Лазарева, 2003; Песков, 2003а, б; Наумкина, Павлов, 2006, 2007), в большинстве случаев укусы приходится на верхние конечности, а среди пострадавших от укусов гадюк преоблада-

ют мужчины. Первый факт (преобладающая по статистике локализация укуса – рука) объясняется, как мы полагаем, миролюбивостью гадюк, которые пускают в ход ядовитые зубы, когда уже поставлены в безвыходное положение, т.е. непосредственно при попытке их поимки. 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). 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). Типичные обстоятельства укуса человека гадюкой: «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). В Башкирском заповеднике случаи укусов людей гадюками были обычно во время сенокоса (Ткаченко, 1971).

«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).

Общие сведения о яде и механизме его действия. 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). 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, характерные для развития ДВС-синдрома. Морфологическая картина при смертельных отравлениях представлена признаками быстро наступившей смер-

ти и дисциркуляторно-дистрофическими изменениями внутренних органов (Амелехина, 2000). На территории Волжского бассейна известно несколько случаев укуса обыкновенной гадюкой человека, повлекших за собой смерть людей (М.В. Пестов, личное сообщение). В.А. Кривошеев (2006) сообщает, что в 2002 г. в окрестностях с. Никольское Сенгилеевского района Ульяновской области от укуса гадюки погибла лошадь.

По результатам исследований А.М. Захарова (1966, 1977), ядовитая железа гадюк состоит из двух отделов, названных по месту расположения «передним» и «задним». Передний отдел продуцирует мукоидный секрет, в котором содержится важный компонент яда – мукополисахаридаза. У гадюк (по сравнению с кобрами) она вырабатывается в очень малом количестве. В заднем отделе выделяется и хранится белковый секрет. Вещества, вырабатываемые в разных отделах, строго изолированы. Образование активного яда происходит лишь в момент укуса при смешивании обоих секретов. Вскрытие и патоморфологический анализ животного, погибшего от укуса гадюки показали, что сердце продолжает некоторое время сокращаться (благодаря автономной иннервации); общий отек головного мозга; остальные органы без изменений. У животного, погибшего в результате введения сухого яда, обнаруживается общее повреждение кровеносной системы, выраженное в многочисленных кровоизлияниях, отеке, обширной гематоме в области веления яда; все органы патологически изменены вплоть до деструкции ткани. При исследовании характера токсичности секретов из разных отделов железы гадюки оказалось, что секрет переднего отдела не токсичен; 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. Этим компонентом является мукополисахаридаза (гиалуронидаза), вырабатываемая в переднем отделе железы. Данный компонент, не будучи токсичным сам, играет роль «проводника», способствуя проникновению нейротоксической части яда в головной мозг и нейроны. Без «проводника» яд не попадает в головной мозг и в течение долгого времени действует на кровеносную систему. При укусе это действие не успевает проявиться из-за быстрой гибели животного, однако оно необходимо как защищающее от иммунных свойств крови. «Основной» компонент – нейротоксины – могут по кровяному руслу дойти до головного мозга и поразить ЦНС только в комплексе с «проводником» и «охранением». Таким образом, яд гадюк можно представить как систему из трех компонентов, каждый из которых несет определенную функцию: проводящую, охранную и основного действия (Захаров, 1966, 1977).

Яды гадюк содержат главным образом протеолитические ферменты с тромбино-, трипсино-, калликреиноподобным действием, разрушающие ткани и свертывающие кровь. 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, что обусловлено повышением сосудистой проницаемости и нарушением в системе свертывания крови.

Яд обыкновенной гадюки содержит протеазы, фосфодиэстеразу, 5'-нуклеотидазу, фосфолипазу А₂, гиалуронидазу, кининогеназу и другие ферменты; до 75% протеолитической активности яда приходится на металлопротеиназы и 25% – на сериновые протеиназы (Орлов и др., 1990).

Для избежания ниже многочисленного самоцитирования надо указать, что основные результаты наших токсикологических исследований, посвященных обыкновенным гадюкам Волжского бассейна, изложены в ряде публикаций (Маленев и др., 2006а, б, 2007а, б).

Токсичность ядовитого секрета. Определение токсичности ядовитого секрета является отправным пунктом при изучении биологической активности образцов змеиных ядов. Наиболее часто используемые тесты на острую токсичность включают определение средней летальной (среднесмертельной) дозы (ЛД₅₀) токсина на лабораторных животных. ЛД₅₀ определяется как «статистически полученное выражение разовой дозы вещества, которая вызывает гибель 50% животных». Основная методическая схема установления ЛД₅₀ хорошо разработана и состоит в определении дозы, вызывающей гибель 50% животных опытной группы. Для этого группам экспериментальных животных вводят токсин в возрастающих количествах, через определенное время фиксируют количество погибших и выживших животных в группах, определяют зависимость величины эффекта от дозы введенного вещества и находят дозу токсина, при которой гибнет 50 % животных. В своих экспериментах для сравнения ЛД₅₀ ядовитого секрета гадюк из разных популяций мы использовали модифицированный метод пробит-анализа, рекомендованный в работе М.Е. Безрукова с соавторами (1995).

При определении токсичности используют разные виды экспериментальных животных – мышей, крыс, морских свинок, кроликов, собак, лягушек, птиц и др. Оказалось, видовая чувствительность экспериментальных животных к одному и тому же яду имеет огромное значение при интерпретации результатов определения ЛД₅₀. Поэтому целесообразным считается использование в качестве экспериментальных животных те виды, которые являются пищевыми объектами змей в естественных условиях. Сравнение ЛД₅₀ ядов нескольких видов гадюк рода *Vipera*, выполненное на сверчках *Grillus bimaculatus*, показало явную связь значения среднесмертельной дозы с энтомофагией – чем меньше ЛД₅₀, тем выше процент насекомых в пищевом рационе данного вида (Starkov et al., 2007). Это лишнее подчеркивает эволюционное формирование свойств ядовитого секрета в направлении пищевой преференции ядовитых змей (Mebs, 1999).

Для определения среднесмертельной дозы ядовитого секрета обыкновенных гадюк образцы яда из разных районов и областей Волжского бассейна мы собирали в 2002–2006 гг. и анализировали по мере поступления. В данной серии экспериментов использовали «объединенные» образцы, в

которых собран яд от нескольких экземпляров гадюк из одной популяции, но 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 ЛД₅₀ яда гадюк из географически удаленных популяций и ЛД₅₀ яда гадюк различной подвижной принадлежности. Все эксперименты по токсиметрии проводили на белых мышках-самцах массой 20±1 г, продолжительность острого опыта составляла 24 часа.

Результаты проведенных экспериментов по токсиметрии ядов представлены в табл. 2. Можно заметить, что различия в значениях ЛД₅₀ укладываются в ошибку определения – величина ЛД₅₀ не выходит за границы пределов, определяемых ошибкой опыта. Даже если сравнивать крайние значения ЛД₅₀ (минимальное значение 2,91±0,52 мг/кг с максимальным 4,72±1,09 мг/кг), то на 5%-ном уровне значимости различия оказываются недостоверными. Заметим, что при использовании «объединенных» образцов ядовитого секрета корректно говорить при их сравнении лишь о различиях, обусловленных географической разобщенностью. Как видно из данных табл. 2, обыкновенные гадюки из разных, географически удаленных популяций, продуцируют ядовитый секрет в среднем одинаковой токсичности.

Таблица 2

ЛД₅₀ образцов яда обыкновенных гадюк из различных точек ареала

Места сбора образцов	<i>M±m</i>
Нижегородская обл.	3,17±0,36
Самарская обл.	3,96±0,52
Ульяновская обл.	3,85±0,65
Республика Татарстан	3,61±0,66
Республика Мордовия	2,97±0,67
Республика Чувашия	4,72±1,09
Пензенская обл.	4,08±0,73
Граница Пензенской и Саратовской областей	2,91±0,52
Саратовская обл.	3,61±0,51
Пермская обл.	3,20±0,72
Харьковская обл. (образец ядовитого секрета <i>V. b. nikolskii</i> из Украины, приведенный для сравнения)	3,04±0,60

Таким образом, достоверных внутривидовых различий в токсичности яда обыкновенных гадюк нами не было обнаружено. Аналогичные исследования ядовитого секрета, проведенные на ядовитых змеях Средней Азии (Давлятов, 1981, 1985), указывают на существование межпопуляционных отличий в токсичности ядов и активностей некоторых ферментов. Но в то же время было отмечено, что у обыкновенной гадюки межпопуляционные различия в токсичности ядовитого секрета выражены значительно слабее, чем у гюрзы и кобры (Давлятов, 1981). К сожалению, в публикации не

приведены конкретные цифры, подтверждающие это положение, но отмечено, что образцы яда обыкновенных гадюк из Харьковской области отличались по токсичности от таковых из Брестской и Псковской.

Для выявления возможных различий токсичности ядовитого секрета, обусловленных полом гадюк, мы определили величину ЛД₅₀ яда, взятого отдельно у самцов и самок из популяции обыкновенных гадюк, обитающих в черте г. 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 (географического, сезонного и т.п.). Результаты этих экспериментов отражены в табл. 3.

Таблица 3
ЛД₅₀ яда самцов и самок обыкновенной гадюки, обитающих в черте г. Самара

Самцы	3,96±0,52
Самки	3,68±0,50

Можно заметить, что достоверных различий величины ЛД₅₀ яда самок и самцов не обнаруживается, т.е. самки и самцы обыкновен-

ной гадюки исследованной популяции продуцируют ядовитый секрет с примерно одинаковым средним значением ЛД₅₀. Этот результат не является неожиданным и говорит о том, что ни самцы, ни самки в популяции не обладают какими-либо преимуществами по отношению к добыче 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, пол змей не является причиной, влияющей на изменчивость свойств ядов (Latifi, 1984).

Таким образом, из приведенных выше результатов следует, что достоверных внутривидовых и межпопуляционных отличий в токсичности ядовитого секрета обыкновенной гадюки на территории значительной части ареала – от Пермской до Харьковской областей – нами не обнаружено. Вполне вероятно, что ограниченные возможности методов токсикометрии не позволили выявить различия внутри обозначенных популяций обыкновенной гадюки. Кроме того, токсичность является интегральным показателем воздействия ядовитого секрета на организм, не позволяющим выявить специфику воздействия токсина. Об этом говорят и близкие значения ЛД₅₀ ядов змей разных систематических групп и механизмов действия (ЛД₅₀ яда кобры составляет 1,3–2,4 мг/кг, гюрзы – 3,6–6,6 мг/кг, щитомордника – 4,2–5,4 мг/кг, эфы – 4,0–5,8 мг/кг и т.д.) (Яды змеиные..., 1977). По всей видимости, внутривидовые отличия свойств яда следует искать на более глубоких уровнях – на уровне активности ферментов или полипептидного состава, с использованием «индивидуальных» образцов ядовитого секрета, полученных от отдельных особей.

Протеолитическая активность яда. В работах С.В. Мурзаевой и соавторов (1995, 2000) характеризуется протеолитическая активность яда обыкновенных гадюк, отловленных в разных административных областях Волжского бассейна. При этом для областей приводятся следующие лимиты активности: Московская – 28,9–34,3 мкг тирозина / мг белка в минуту, Нижегородская – 27,1–36,2, Самарская – 19,9–30,7, Пензенская – 18,1–28,9. Обращается внимание на то, что активность протеаз яда змей из первых двух областей выше по своему уровню по сравнению с двумя последними областями. Отмечается, что гадюки из Московской и Нижегородской областей представлены светлой цветовой формой, а из Самарской и Пензенской – темной (Мурзаева и др., 1995, 2000).

Таблица 4

Протеолитическая активность яда обыкновенных гадюк из разных популяций Волжского бассейна

Места сбора образцов		n	ПА, мкг тирозина/мг белка в минуту	
			lim	M±m
Самарская обл.	г. Самара	15	14,6–26,1	20,2±0,85
	Ставропольский р-н, НП «Самарская Лука»	8	13,1–17,7	14,3±0,55
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
Пермская обл.	Кунгурский р-н	4	17,1–18,5	17,7±0,31
Республика Татарстан	Лаишевский р-н	9	12,0–22,5	16,5±1,12
	Лениногорский р-н	5	14,8–21,2	18,3±1,16
	Зеленодольский р-н	4	21,9–27,7	23,7±1,35
	Азнакаевский р-н	5	13,6–19,8	17,3±1,10
Республика Мордовия	Ковылкинский р-н	9	14,4–18,9	16,7±0,47
	Кочкуровский р-н	4	16,4–20,1	17,9±0,84
	Большеигнатовский р-н, НП «Смольный»	9	6,7–19,7	13,3±1,54
	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
Кировоградская обл.*	Знаменский р-н	4	6,5–8,3	7,2±0,42
Харьковская обл.*	Змиевский р-н	3	2,1–3,0	2,6±0,49

Примечание: * – образцы ядовитого секрета из Украины.

Позднее различия биохимических свойств яда обыкновенных гадюк нами были рассмотрены более подробно. Мы проанализировали протеолитическую активность «объединенных» образцов ядовитого секрета из раз-

личных областей Волжского бассейна. Привязка образцов к административным единицам принята для удобства обозначения мест обитания гадюк. Кроме образцов с территории Волжского бассейна, для сравнения мы использовали образцы яда *V. b. nikolskii* из Украины (Кировоградская и Харьковская области).

Результаты измерения протеолитической активности (ПА) яда обыкновенных гадюк из разных популяций Волжского бассейна представлены в табл. 4. Анализ этих данных позволяет сделать ряд выводов.

Во-первых, удельная активность протеаз яда гадюк из разных популяций сильно варьирует. Минимальное среднее значение ПА (2,6 мкг тирозина / мг белка в мин) отмечено для образца из Харьковской области, которое более чем в 10 раз ниже максимального среднего значения ПА (28,0 мкг тирозина/мг белка в мин), отмеченного для образца из Майнского района Ульяновской области.

Во-вторых, если проанализировать данные табл. 4 с точки зрения принадлежности гадюк к подвидам *V. b. berus* и *V. b. nikolskii*, то можно заметить, что популяции из Пензенской, Саратовской, Кировоградской и Харьковской областей, наиболее близкие по диагностическим признакам к *V. b. nikolskii*, имеют самую низкую ПА яда.

Значительная вариабельность ПА в яде обыкновенных гадюк из разных популяций может быть обусловлена многими причинами – генетической изменчивостью признаков, историческими причинами (пути расселения видов), различиями в условиях местообитаний змей и т.д. Существенные различия в значениях ПА ядов из близко расположенных географических пунктов могут быть связаны с труднопреодолимыми для гадюк преградами. В частности, в Самарской области в высшей степени статистически достоверные различия (0,1%-ый уровень значимости) ПА яда выявлены у гадюк из г. Самара (20,2 мкг тирозина/мг белка в мин) и Национального парка «Самарская Лука» (14,3 мкг тирозина/мг белка в мин). Расстояние по прямой между местами отлова в Самаре и Национальном парке составляет менее 100 км. Однако названные пункты разделены широкой рекой так, что первый пункт находится на левом берегу Волги, а второй – на правом.

Таблица 5

Значения ПА в образцах яда обыкновенных гадюк из Пензенского района Пензенской области

Цвет яда	n	ПА, мкг тирозина/мг белка в мин.		P
		lim	M±m	
Желтый	5	9,4–11,5	10,5±0,41	< 0,001
Бесцветный	4	6,4–8,8	7,8±0,54	

В-третьих, если сопоставить величину ПА в образцах с цветом ядовитого секрета, то оказывается, что образцы яда, отличающиеся по цвету, имеют и статистически достоверные различия средних значений ПА: по

сравнению с бесцветным ядом у желтого значения ПА значительно выше. Обнаруженная нами в Пензенском районе Пензенской области популяция обыкновенных гадюк интересна тем, что одна часть особей продуцирует яд желтого цвета, а другая – бесцветный. Желтые и бесцветные образцы ядовитого секрета имеют в высшей степени достоверные отличия по средним значениям ПА (табл. 5).

По нашим данным, протеолитическая активность яда обыкновенных гадюк различается у особей из одной популяции. На примере двух популяций гадюк, обитающих в лесопарковой зоне Красноглинского района г. Самары и на Самарской Луке в окрестностях с. Жигули мы показали внутривидовые различия в протеолитической активности ядовитого секрета. Для этого отлавливали гадюк в одном месте и в одно и то же время, яд каждой гадюки собирали и анализировали отдельно, т.е. в данном случае использовали «индивидуальные» образцы и протеолитическую активность определяли в нативном яде до его кристаллизации. Результаты статистической обработки данных определения протеолитической активности образцов приведены в табл. 6.

Таблица 6

Протеолитическая активность ядовитого секрета обыкновенных гадюк из двух популяций Самарской области

Показатели	Место отлова гадюк			
	г. Самара		Самарская Лука	
	самцы	самки	Самцы	самки
<i>n</i>	21	11	11	5
<i>M±m</i>	21,5±1,63	21,1±2,65	9,7±0,92	15,2±1,97
<i>lim</i>	8,4–37,9	9,8–34,6	4,3–13,1	11,7–22,8
<i>n</i>	32		16	
<i>M±m</i>	21,4±1,38		11,4±1,06	
<i>lim</i>	8,4–37,9		4,3–22,8	

Примечание: активность протеолитических ферментов выражена в мкг тирозина / мг белка в мин.

Из данных табл. 6 следует, что в яде гадюк из обеих популяций обнаружена высокая индивидуальная изменчивость активности протеолитических ферментов: индивидуальные значения ПА внутри каждой популяции различаются в 3 и более раз, причем варьирование значений ПА характерно как для самцов, так и для самок. Поэтому при сравнении ядов гадюк из разных популяций нельзя опираться на величину ПА яда отдельно взятой особи.

Из этих результатов видно, что средняя величина ПА яда гадюк (и самцов, и самок, и всех животных без учета половой принадлежности) из Самары выше таковой гадюк с Самарской Луки. В высшей степени достоверное различие установлено при сравнении объединяющих самцов и са-

мок выборок ($t_{\phi}=4,73$; $P<0,001$). Причины отличий средних значений ПА яда гадюк «самарской» и «самаролукской» популяций, скорее всего, объясняются географической изолированностью.

В высшей степени достоверно ($t_{\phi}=4,97$; $P<0,001$) различаются выборочные средние ПА яда у самцов в двух сравниваемых популяциях. Различия между самками в двух популяциях статистически недостоверны ($P>0,05$). Достоверных различий между самцами и самками ни в первой, ни во второй популяции выявить не удалось ($P>0,05$).

Средние значения ПА яда в Самаре у самцов и самок примерно равны, но на Самарской Луке самцы, по сравнению с самками, имеют ПА яда заметно ниже (выборочные средние различаются более чем в 1,5 раза). Можно предположить, что достоверные половые различия на Самарской Луке не выявлены из-за недостаточного объема сравниваемых выборок: самцов отсюда у нас было всего 11, а самок – лишь 5. Причиной таких различий свойств ядовитого секрета гадюк внутри отдельной популяции, скорее всего, является их различный генетический статус. Считается, что индивидуальная изменчивость свойств ядовитого секрета находится под генетическим контролем и служит основой микроэволюционного процесса (Chirpaux et al., 1991; Mebs, 1999).

В этой же серии экспериментов на «индивидуальных» образцах ядовитого секрета нами было установлено, что протеолитическая активность яда обыкновенных гадюк не изменяется при высушивании образца в стандартных условиях и не снижается в течение шестимесячного хранения: средние значения протеолитической активности яда, вычисленные отдельно для нативного, высушенного и хранившегося яда, составляют, соответственно, $21,9\pm 2,61$, $20,6\pm 4,19$ и $22,0\pm 1,97$ мкг тир/мг белка в мин. и не имеют статистически достоверных различий.

Цвет ядовитого секрета и активность оксидазы L-аминокислот.

Считается, что для номинативного подвида обыкновенной гадюки характерен желтый яд, а для гадюки Никольского – бесцветный (Milto, Zinenko, 2005). На территории Волжского бассейна, в Пензенском районе Пензенской области, встречаются популяции обыкновенных гадюк, в которых присутствуют особи, продуцирующие и бесцветный, и желтый яд. В популяции из Харьковской области (бассейн Дона) у малой части (1% особей) гадюк встречается яд желтоватого цвета. От обыкновенных гадюк из Хвалынского района Саратовской области мы получали ярко-желтый яд, по полипептидному составу соответствующий яду *V. b. nikolskii*.

При работе с образцами яда обыкновенной гадюки мы обратили внимание, что ядовитый секрет у гадюк бывает желтого, бесцветного и промежуточного (желтоватого) цвета. Последний, в случае с объединенными образцами, скорее всего, получается, если в одном образце смешан желтый и бесцветный яды, полученные от нескольких гадюк. Установлено, что цвет ядовитого секрета определяется присутствием в нем оксидазы L-аминокислот (Kornalik, Master, 1964; Master, Kornalik, 1965). Данный фермент требует наличия флавинадениндинуклеотида (ФАД) в качестве ко-

фермента, который и определяет цвет ядовитого секрета (Iwanaga, Suzuki, 1977). Эти данные были получены на ядовитом секрете носатой гадюки *Vipera ammodytes* (Kornalik, Master, 1964), гадюки Рассела *V. russellii* (Master, Kornalik, 1965; Dimitrov, Kankonkar, 1968), эфы *Echis carinatus* (Taborska, 1971), а мы установили данный факт и для яда обыкновенной гадюки *V. berus*. Результаты определения активности оксидазы L-аминокислот приведены в табл. 7. Образцы яда для анализа выбраны таким образом, чтобы экспериментальные данные включали как территории «чистых» популяций *V. b. berus* и *V. b. nikolskii*, так и зону интерградации подвидов. Для анализа мы использовали «объединенные» образцы, малое число определений связано с ограниченным количеством ядовитого секрета.

Как видно из табл. 7, в популяциях Волжского бассейна встречаются гадюки, продуцирующие яд разной интенсивности желтой окраски – от бесцветного яда, характерного для *V. b. nikolskii*, до ярко-желтого яда, характерного для *V. b. berus*. При этом активность оксидазы L-аминокислот меняется в образцах от средних значений менее 1,0 (бесцветный яд из Саратовской и Пензенской областей) до 24,6 единиц (ярко-желтый яд из Мордовии).

Таблица 7

Межпопуляционная изменчивость активности оксидазы L-аминокислот

Место отлова	Цвет яда	n	Удельная активность оксидазы L-аминокислот, Е/мг белка мин	
			lim	M±m
Нижегородская обл., Тоншаевский р-н	Ярко-желтый	7	20,56–26,93	24,1±0,82
Республика Мордовия, Ковылкинский р-н	Ярко-желтый	4	21,89–26,49	24,6±0,97
Татарстан	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
Пензенская обл., Кондольский 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., Хвалынский р-н	Желтоватый	3	5,22–7,45	6,4±0,64
Саратовская обл., Аткарский р-н	Бесцветный	3	0,86–1,04	0,9±0,06
Харьковская обл., Змиевский р-н*	Желтоватый	3	4,12–6,59	5,7±0,77

Примечание: * – взятый для сравнения образец ядовитого секрета из Украины.

Таким образом, результаты этих экспериментов однозначно продемонстрировали, что активность оксидазы *L*-аминокислот в яде обыкновенных гадюк из разных популяций значительно различается. Как и в экспериментах по определению уровня протеаз в ядовитом секрете, здесь также повторяется 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.

Изменчивость активности оксидазы *L*-аминокислот была обнаружена и внутри некоторых популяций обыкновенных гадюк с территории Волжского бассейна – на примере двух популяций гадюк, встречающихся на Самарской Луке (в окрестностях с. Жигули) и в Пензенском районе Пензенской области. Эти эксперименты были проведены с использованием «индивидуальных» образцов, полученных и проанализированных отдельно. Из популяции гадюк на Самарской Луке для анализа были отобраны 19 образцов яда (самок 4, самцов 15), а из «пензенской» популяции – 12 (самок 3, самцов 9). Статистическая обработка результатов определения активности оксидазы *L*-аминокислот яда особей из данных популяций приведена в табл. 8.

Таблица 8

Активность оксидазы *L*-аминокислот в яде обыкновенной гадюки из популяций Самарской и Пензенской областей

Показатели	Места отлова гадюк	
	Самарская область НП «Самарская Лука»	Пензенская область Пензенский район
<i>n</i>	19	12
<i>lim</i>	11,94–28,12	0,00–6,98
<i>M±m</i>	20,1±0,95	2,7±0,90

По данным из табл. 8, активность оксидазы *L*-аминокислот в яде обыкновенных гадюк, также как и в случае с протеолитическими ферментами, проявляет высокую индивидуальную изменчивость в обеих популяциях. При этом удельная активность оксидазы *L*-аминокислот в ядах «самаролукской» популяции варьирует несколько меньше (изменяется приблизительно в 2 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 равными нулю. Значительно больший разброс значений в случае с «пензенской» популяцией, вероятно, объясняется большей генетической гетерогенностью особей, входящих в ее состав, т.к. эта популяция находится в зоне интерградации двух рассматриваемых подвидов.

Различия в активности данного фермента между самцами и самками нами не рассматривались ввиду недостаточного количества самок в вы-

борках из обеих популяций. В дальнейшем мы планируем продолжить работы в этом направлении для получения объема репрезентативных выборок «индивидуальных» образцов, что позволит сделать более корректные выводы.

Полипептидный состав ядовитого секрета обыкновенных гадюк.

Методы электрофореза в вертикальных пластинах полиакридамидного геля (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. Ранее были отмечены межпопуляционные различия белковых компонентов ядовитого секрета из трех популяций обыкновенных гадюк из Бреста, Пскова и Харькова. Харьковская популяция отличается от первых двух по числу фракций (Давлятов, 1981, 1985).

В.Г. Старков и Ю.Н. Уткин (2001) на основании результатов катионообменной хроматографии сообщали о хороших различиях состава ядов обыкновенных гадюк в двух пулах, обозначенных ими как *V. berus* и *V. nikolskii*. В первый пул у них вошел яд змей из Московской, Тверской и Владимирской областей (>300 экз.), а во второй – из Пензенской и Саратовской областей (50 экз.). Авторы указывали, что в яде *V. nikolskii* имеются интенсивные пики, соответствующие полипептидам, которые отсутствуют у *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 установления подвидовых, межпопуляционных и индивидуальных различий пептидов ядовитого секрета обыкновенных гадюк из разных популяций в пределах Волжского бассейна. Для этого были использованы «объединенные» образцы, собранные в 10 административных единицах России и Украины. Основная масса образцов собрана на территории Волжского бассейна, а яд гадюк из Украины взят для сравнения. Результаты электрофоретического разделения пептидов ядовитого секрета обыкновенных гадюк из разных точек ареала показаны на рис. 2 и 3.

Как видно из рис. 2, пептиды массой 66 и 29.5 кДа отсутствуют в яде гадюк из Украины и Хвалынского района Саратовской области. На рис. 3 также представлена картина электрофоретического разделения пептидов ядовитого секрета обыкновенных гадюк из разных популяций. Образцы яда, полученные от гадюк из Пензенской и Саратовской областей, похожи на таковые из Украины, о чем говорит однотипность распределения пептидов в разных образцах. На рис. 2 и 3 заметны вариации в количестве ряда пептидных компонентов массой 58.8, 35, 31.4 и 19.8 кДа (рис. 3).

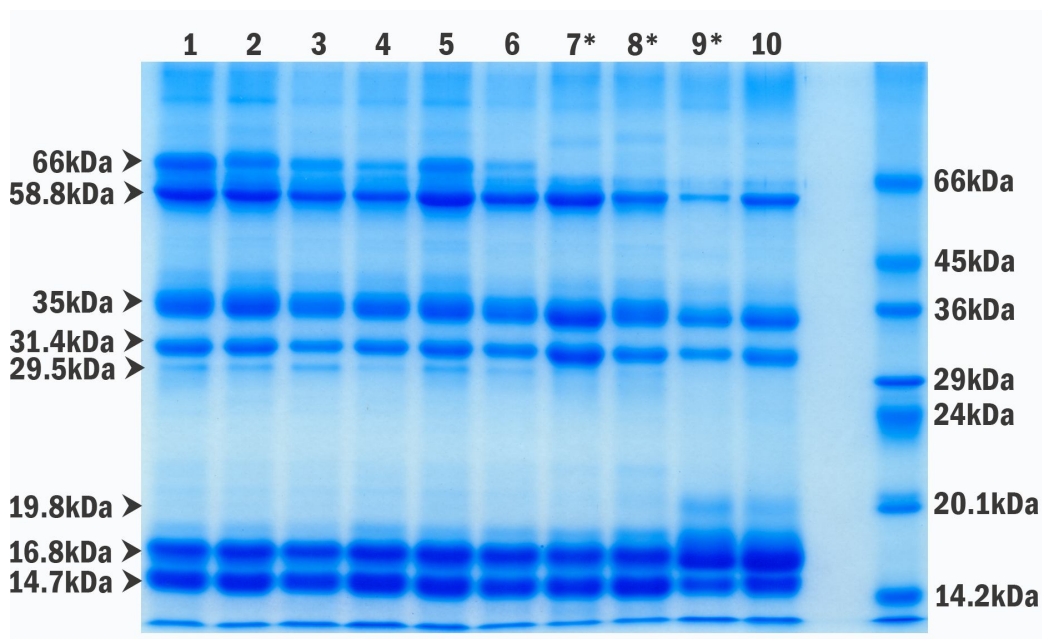


Рис. 2. Картина электрофоретического разделения пептидов ядовитого секрета обыкновенной гадюки из разных популяций:

1 – Ульяновская обл., 2 – Респ. Чувашия, 3 – Нижегородская обл., 4 – Самарская обл., 5 – Респ. Татарстан, 6 – Респ. Мордовия, 7* – Киевская обл., 8* – Черниговская обл., 9* – Харьковская обл., 10 – Хвалынский р-н Саратовской обл. Звездочкой обозначены места отлова на территории Украины. В правой колонке указаны молекулярные веса маркерных белков.

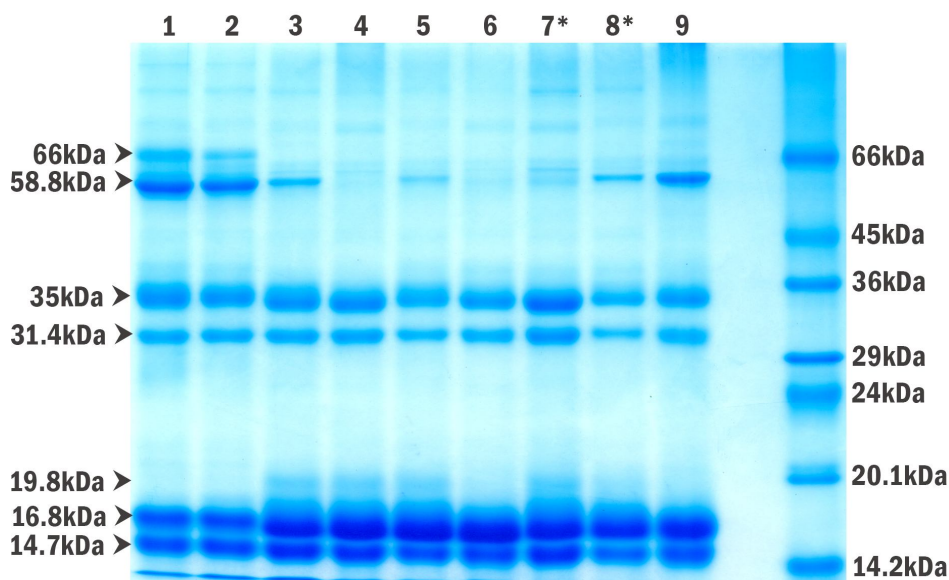


Рис. 3. Картина электрофоретического разделения пептидов ядовитого секрета *Vipera berus nikolskii* из разных популяций:

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* – Кировоградская обл.; 8* – Харьковская обл.; 9 – Хвалынский р-н Саратовской обл. Звездочкой обозначены места отлова на территории Украины. В правой колонке указаны молекулярные веса маркерных белков.

Сравнение электрофореграмм на рис. 2 и 3 говорит о том, что количественные отличия пептидного состава наблюдаются между образцами ядовитого секрета в основном по молекулярной массе пары низкомолекулярных белков 16,8 и 14,7 кДа и пептиду 66 кДа, который отсутствует в образцах из Пензенской, Саратовской, Кировоградской и Харьковской областей. Только последние образцы содержат минорный компонент с массой 19.8 кДа.

Таким образом, из этих результатов следует, во-первых, тот факт, что пептидные спектры вышеупомянутых подвидов обыкновенной гадюки различаются между собой. Во-вторых, пептидный состав номинативного подвида *V. b. berus* с большой территории Волжского бассейна имеет различия лишь в количествах некоторых пептидных компонентов. В-третьих, сравнение образцов из Пензенской, Саратовской, Кировоградской и Харьковской областей между собой говорит о схожести их пептидного состава.

Ранее уже упоминалось, что при рассмотрении свойств яда обыкновенной гадюки из популяций Брестской, Псковской и Харьковской областей было отмечено, что белковый состав яда из Харьковской области существенно отличается от такового из первых двух (Давлятов, 1981). Это не противоречит нашим результатам, если учесть, что популяции гадюк из Брестской и Псковской областей относятся к ареалу номинативного подвида *V. b. berus*, а популяция из Харьковской области – к гадюке Никольского *V. b. nikolskii*.

Для уточнения результатов изменчивости пептидного состава яда *V. b. berus* на территории Волжского бассейна мы более подробно проанализировали образцы яда из нескольких популяций республик Мордовия и Татарстан. Картины электрофоретического разделения пептидов представлены на рис. 4 (Республика Татарстан) и 5 (Республика Мордовия). На каждой электрофореграмме представлены для сравнения образцы яда из сопредельных областей.

Анализ пептидных спектров на рис. 4 (Республика Татарстан) говорит об однородности образцов яда гадюк из разных популяций и наличии вариаций в количественном содержании отдельных пептидов, в частности, пептидов массой 66 и 58.8 кДа. Образец № 3 (Зеленодольский р-н) выделяется среди других максимальным количеством пептида 58.8 кДа и наличием дополнительного пептида массой 29.5 кДа, в то время как остальные образцы его либо не содержат вовсе, либо содержат в меньших количествах (на нижней границе обнаружения). Сравнение образцов из Лаишевского района – № 4 (весна) и № 5 (лето) – показало отсутствие сезонных изменений в пептидном составе ядовитого секрета гадюк из одной популяции. Здесь же необходимо отметить, что все образцы из РТ сходны по пептидному составу с таковыми из прилежащих областей – Самарской и Нижегородской.

Ядовитый секрет обыкновенных гадюк из популяций Республики Мордовия имеет типичный для *V. b. berus* состав пептидов, что убедительно иллюстрирует рис. 5.

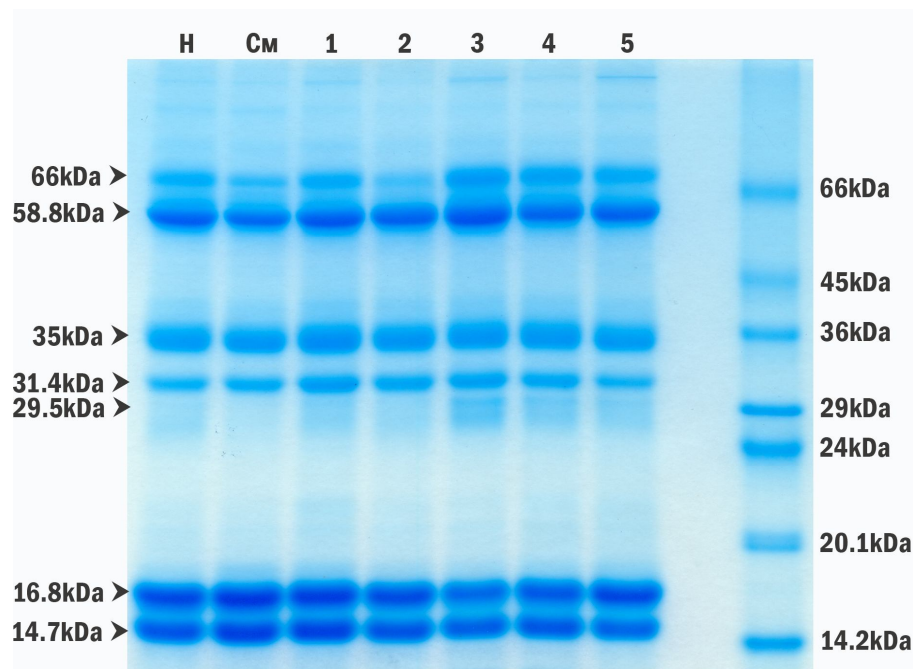


Рис. 4. Картина электрофоретического разделения образцов яда обыкновенных гадюк из популяций Республики Татарстан:

Н – Нижегородская обл.; См – Самарская обл.; 1 – Лениногорский р-н РТ (особи с «классической» окраской тела); 2 – Лениногорский р-н РТ (меланисты); 3 – Зеленодольский р-н РТ; 4 – Лаишевский р-н РТ (весенний период 2007 г.); 5 – Лаишевский р-н РТ (летний период 2007 г.). В правой колонке указаны молекулярные массы маркерных белков, в левой – молекулярные массы исследуемых пептидов.

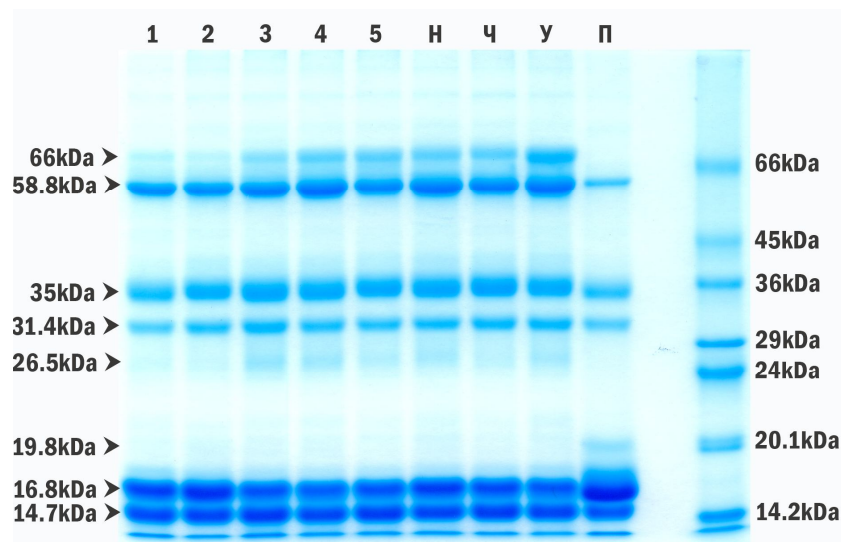


Рис. 5. Картина электрофоретического разделения образцов яда обыкновенных гадюк из популяций Республики Мордовия:

1 – Ковылкинский р-н РМ; 2 – Кочкуровский р-н РМ; 3 – Ковылкинский р-н, окр. с. Парапино РМ; 4 – Темниковский лес РМ; 5 – Ичалковский р-н, НП «Смольный» РМ; Н – Нижегородская обл.; Ч – Респ. Чувашия; У – Ульяновская обл.; П – Пензенская обл. В правой колонке указаны молекулярные массы маркерных белков, в левой – молекулярные массы исследуемых пептидов.

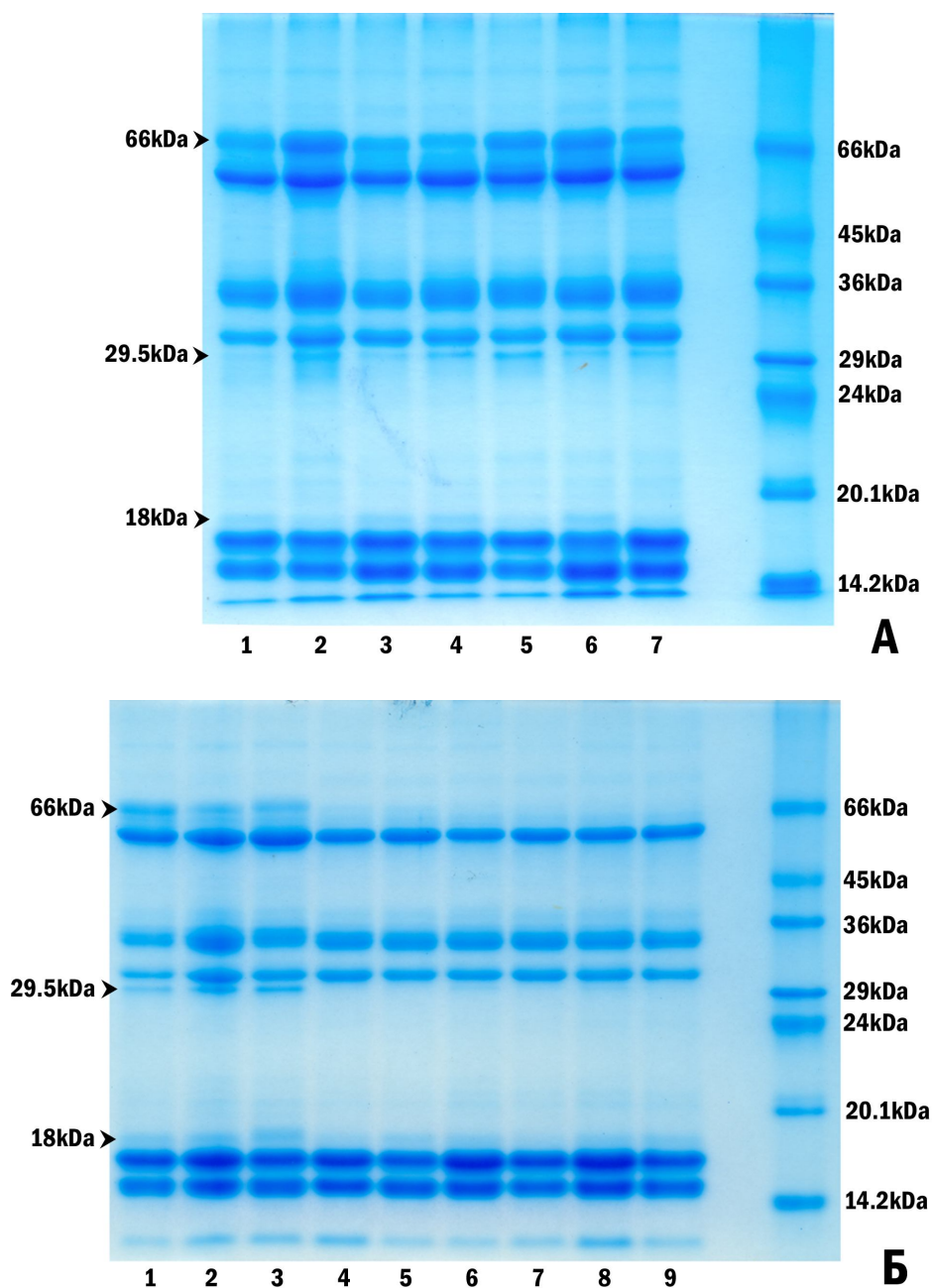


Рис. 6. Картина электрофоретического разделения пептидов ядовитого секрета обыкновенных гадюк из Самарской области:

А – образцы ядовитого секрета гадюк из г. Самара (образцы 1–3 – самки, 4–7 – самцы); **Б** – образцы ядовитого секрета гадюк, обитающих на Самарской Луке (образцы 1–3 – самки, образцы 4–9 – самцы). Цифры в правой колонке – молекулярные массы маркерных белков.

Сравнение пептидного состава образцов яда гадюк из популяций Мордовии с таковым из сопредельных областей также показывает отсутствие существенных различий. Можно отметить, что в образцах из Мордовии варьирует количество пептидов массой 58.8 и 66 кДа, которые встречаются во всех образцах яда номинативного подвида, но в разных количествах.

Из всех представленных на рис. 5 образцов выделяется лишь образец ядовитого секрета из Пензенской области. По-видимому, гадюки этой популяции ближе других к *V. b. nikolskii* и имеют состав пептидов, характерный именно для этого подвида.

Таким образом, анализ пептидного спектра ядовитого секрета обыкновенных гадюк из исследованных популяций позволяет выделить 2 различающихся между собой набора пептидов.

1. На большей территории Волжского бассейна популяции обыкновенной гадюки имеют специфический набор пептидов, характерный для номинативного подвида *V. b. berus*.

2. У границы с бассейном Дона (образцы из Пензенской и Саратовской областей в Волжском бассейне) пептидный состав яда сходен с *V. b. nikolskii* из Украины.

Как указывалось выше, в ходе исследований биохимических свойств яда обыкновенных гадюк на Самарской Луке были получены данные, указывающие на возможные внутривидовые половые различия в свойствах ядовитого секрета. Причины выявленных половых различий в протеолитической активности яда самцов и самок, населяющих Самарскую Луку, мы попытались найти в пептидном составе ядовитого секрета. Для этого было проведено электрофоретическое разделение полипептидов ядовитого секрета в пластинах полиакриламидного геля в денатурирующих условиях.

На рис. 6 показаны полипептидные спектры яда обыкновенных гадюк из Самары (А) и Самарской Луки (Б). 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 обнаруживаются пептиды с молекулярной массой 66 и 29.5 кДа, которые присутствуют у самок. Функциональное назначение данных пептидов неизвестно.

Цветовые вариации ядовитого секрета и их полипептидный состав. Мы исследовали различия пептидного состава ядовитого секрета, обусловленные цветом яда, для чего провели электрофоретическое разделение белков ядовитого секрета различных цветов – от ярко-желтого до бесцветного. Проанализировали как «объединенные» образцы из различных мест обитания обыкновенных гадюк, так и «индивидуальные» образцы, взятые у особей из одной популяции. Условно разделили образцы яда по цвету на 3 визуально различимые группы – желтый яд (образец из Самарской области), желтоватый (Пензенский район Пензенской области, Хвалынский район Саратовской области, граница Пензенской и Саратовской областей) и бесцветный (Пензенский район Пензенской области и Аткарский район Саратовской области).

Результаты наших исследований говорят о существовании заметных различий в белковом составе ядов обыкновенной гадюки желтого цвета и бесцветного (рис. 7).

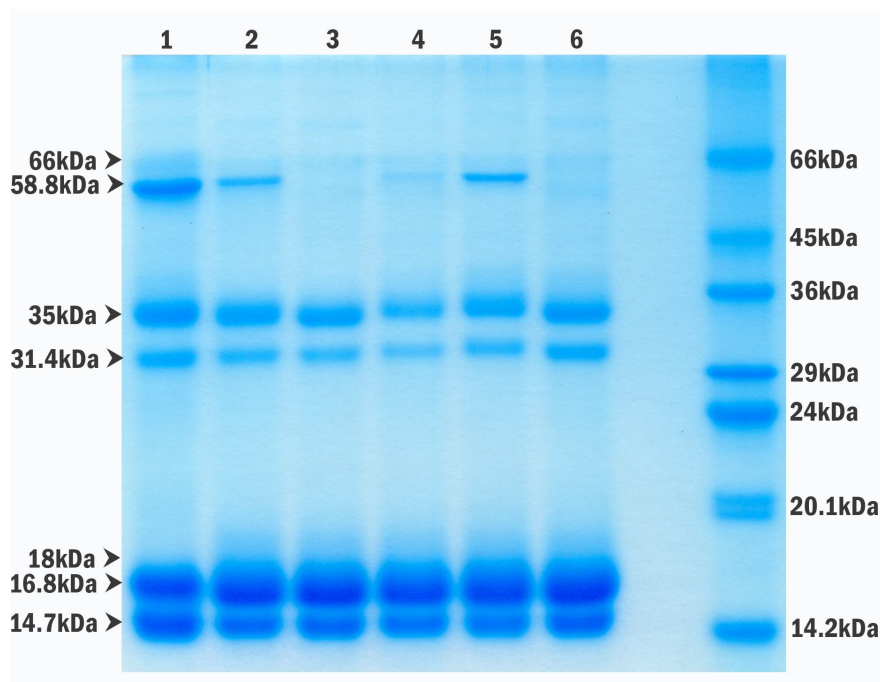


Рис. 7. Электрофореграмма пептидов ядовитого секрета разных цветовых вариаций у обыкновенной гадюки:

1 – Самарская обл., яд желтого цвета; 2 – Пензенская обл., яд бледно-желтого цвета; 3 – Пензенская обл., бесцветный яд; 4 – граница Пензенской и Саратовской обл., бледно желтый яд; 5 – Хвалынский р-н Саратовской обл., желтый яд; 6 – Аткарский р-н Саратовской обл., бесцветный яд. В правой колонке приведены молекулярные массы маркерных белков.

Цвет ядовитого секрета зависит от количества пептида с массой 58.8 кДа таким образом, что его максимум (13,5%) отмечен в яде гадюк из Самарской области, а в образцах бесцветного яда (Пензенская область и Аткарский район Саратовской области) он полностью отсутствует. В образцах желтоватого цвета (образцы 2 и 4) его количество (2,2–6,2%) занимает промежуточные значения.

Абсолютно идентичные результаты были получены и при разделении «индивидуальных» образцов яда, полученных от гадюк из одной популяции, обитающей в Пензенском районе Пензенской области (рис. 8). Для сравнения приведены пептидные спектры «объединенных» образцов желтого и бесцветного ядов гадюк «пензенской» популяции.

Из рис. 7 и 8 видно, что у всех образцов бесцветного яда отсутствует белковая фракция с молекулярной массой 58.8 кДа. Обнаруженные различия в составе пептидов яда разного цвета позволяют предположить, что данный белок 58.8 кДа является компонентом комплекса «оксидаза *L*-аминокислот – ФАД», но с полной уверенностью это можно утверждать, когда будет выяснена структурно-функциональная роль данного пептида в ядовитом секрете.

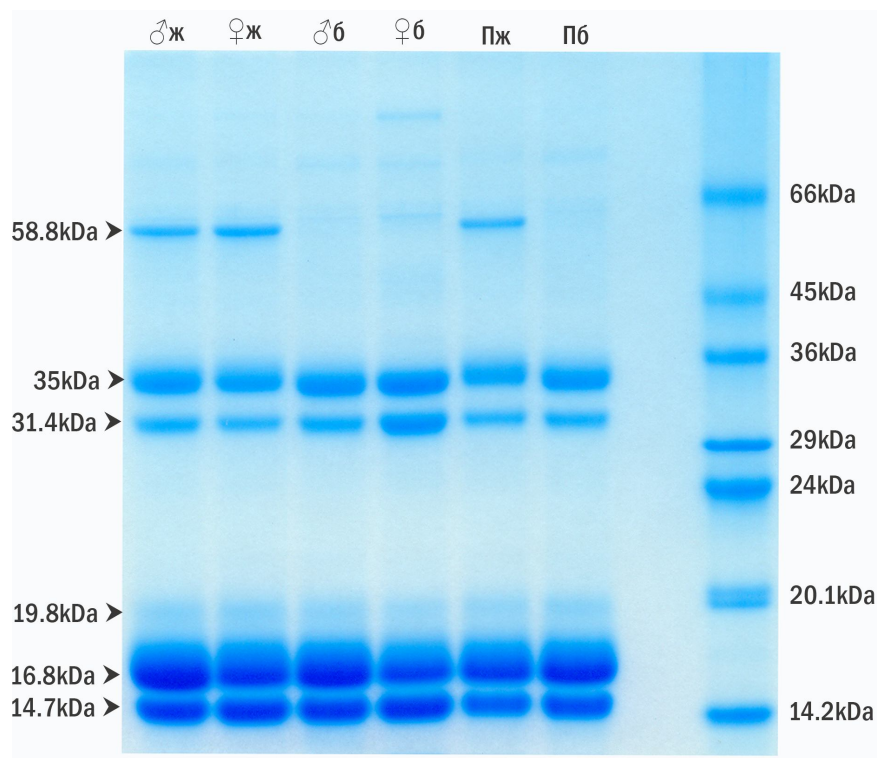


Рис. 8. Картина электрофоретического разделения «индивидуальных» образцов ядовитого секрета обыкновенных гадюк из популяции обитающей в Пензенском районе Пензенской области:

♂ж – образец яда желтого цвета, полученный от самца гадюки; ♀ж – образец яда желтого цвета, полученный от самки гадюки; ♂б – образец бесцветного яда, полученный от самца гадюки; ♀б – образец бесцветного яда, полученный от самки гадюки; Пж – «объединенный» образец яда желтого цвета; Пб – «объединенный» образец бесцветного яда. В правой колонке приведены молекулярные массы маркерных белков.

Таким образом, можно считать установленными различия пептидного состава ядовитого секрета обыкновенной гадюки, обусловленные цветом яда. При этом изменения цвета от образца к образцу сопровождается изменениями количества пептида массой 58.8 кДа. Полученные результаты не противоречат литературным данным, где отмечены различия пептидного состава, обусловленные цветом ядовитого секрета, и у других видов змей (Johnson et al., 1987).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амелехина О.Е. Судебно-медицинская диагностика отравлений ядом гадюки обыкновенной: Дис. ... канд. мед. наук. СПб., 2000. 108 с. – Аммон П.Л. Список амфибий и рептилий Тульской губ. // Тульский край. 1928. № 3–4 (10–11). С. 44–52. – Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: АБФ, 1998. 576 с. – Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л. Ресурсы ядовитых змей фауны России // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами: Сб. науч. статей. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. С. 147–157. – 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. – Астрадамов В.И.,

Касаткин С.П., Кузнецов В.А. и др. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Республики Мордовия // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. Н.Новгород: Международный Социально-экологический Союз; Экоцентр «Дронт», 2002. С. 167–185.

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. – **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: ИЭВБ РАН; ННГУ, 1998. 137+22 с. – **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. – **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, 1999. С. 4–5. – **Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Песков А.Н., Гриднев Д.В.** Морфологическая характеристика гадюк из лесопарковой зоны г. Самара // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 4. Тольятти, 2000. С. 3–8. – **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, 2001. С. 22–24. – **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. – **Баринов В.Г.** Исследование герпетофауны Самарской Луки // Экология и охрана животных: Межвуз. сб. Куйбышев: Куйб. госун-т, 1982. С. 116–129. – **Белов В.В.** Фауна Орловского уезда // Материалы по статистике Вятской губернии. Т. 3. Орловский уезд. Ч. 1. Материалы для оценки земельных угодий. Вятка: Типография Куклина (быв. Красовскаго), 1887. С. 90–94. – **Безруков М.Е., Гелашвили 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. – **Белова З.В.** Территориальное распределение обыкновенной гадюки в Дарвинском заповеднике // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1973. С. 35–36. – **Белова З.В.** Динамика численности обыкновенной гадюки в Дарвинском заповеднике // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1977. С. 33–34. – **Белова З.В.** Размещение и изменение численности обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) в Дарвинском заповеднике // Охрана и рациональное использование рептилий: Сб. науч. тр. ЦНИЛОП МСХ СССР. М., 1978. С. 13–25. – **Бережной О.А.** Выращивание и содержание змей из семейства гадюковых (*Viperidae*) на искусственных гранулированных кормах // Вопросы герпетологии. Киев: Наукова думка, 1989. С. 29–30. **Божанский А.Т.** Использование климатграмм в герпетологических исследованиях на примере обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1985. С. 32–33. – **Божанский А.Т.** Биология, охрана и рациональное использование обыкновенной и кавказской гадюк: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИИПрирода, 1986. 21 с. – **Божанский А.Т.** Гадюка Никольского *Vipera nikolskii* Vedmederjā, Grubant et Rudaeva, 1986 // Красная книга Российской Федерации (животные). М.: АСТ; Астрель, 2001. С. 348–349. – **Божанский А.Т., Полынова Г.В.** Проект регионального списка рептилий Красной книги Астраханской области // Проблемы сохранения биоразнообразия аридных регионов России: Материалы международной научно-практической конф. Волгоград: Изд-во ВолГУ, 1998. С. 57–59. – **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.

Ведмедеря В.И., Грубант В.Н., Рудаева А.В. К вопросу о названии черной гадюки лесостепи европейской части СССР // Вестник Харьковского университета. № 288.

1986. С. 83–85. – **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. Т. 5/6. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2006. С. 41–49. – **Верещагин Н.К., Громов И.М.** Заметки по биологии рептилий в бассейне Шексны // Природа. 1947. № 1. С. 71–72. – **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. Мат-лы Всероссийской научно-практич. конф. Пенза, 1998. С. 306–309.

Ганщук С.В., Данилина О.А., Литвинов Н.А. и др. К биологии и морфологии пресмыкающихся в Камском Предуралье // Вопросы герпетологии. Пушино; М.: МГУ, 2001. С. 64–67. – **Ганщук С.В., Литвинов Н.А.** О двух видах амфибий и двух видах рептилий в Камском Предуралье // Вторая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. Тольятти, 1999. С. 10–13. – **Гаранин В.И.** Амфибии и рептилии в питании позвоночных // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. Вып. 4 Казань: Изд-во Казан. ГУ, 1976. С. 86–111. – **Гаранин В.И.** К экологии гадюки в Татарской АССР и сопредельных участках Волжско-Камского края // Охрана природы и биогеоценология. Вып. 2 Казань: Казанский ГУ, 1977. С. 76–79. – **Гаранин В.И.** Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука, 1983. 175 с. – **Гаранин В.И.** Пресмыкающиеся // Попов В.А., Лукин А.В. Животный мир Татарии. Позвоночные. Изд. 3-е. Казань: Таткнигоиздат, 1988. С. 63–69. – **Гаранин В.И.** Возможности и перспективы сохранения офидиофауны в Волжско-Камском крае // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 1. Тольятти, 1995. С. 21–27. – **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. – **Горелов М.С., Павлов С.И., Магдеев Д.В.** Состояние популяции гадюки обыкновенной на территории Самарской области // Бюл. «Самарская Лука». № 3-92. Самара, 1992. С. 171–181. – **Грубант В.Н., Рудаева А.В., Ведмедеря В.И.** О систематической принадлежности черной формы обыкновенной гадюки // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1973а. С. 68–71. – **Грубант В.Н., Рудаева А.В., Ведмедеря В.И.** Перспективный метод выращивания обыкновенной гадюки // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1973б. С. 71–73. – **Гусева А.Ю.** Амфибии и рептилии Ивановской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИИ Охраны природы, 1998. 20 с. – **Гусева А.Ю.** Состояние герпетофауны Клязминского боброво-выхухолевого заказника (Ивановская область) // Вопросы герпетологии. Пушино; М.: МГУ, 2001. С. 77–79. – **Гусева А.Ю., Горбачева М.В.** Особенности герпетофауны Клязминского боброво-выхухолевого заказника (Ивановская область) // Вторая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. Тольятти, 1999. С. 6–7.

Давлятов Я.Д. Видовые и внутривидовые особенности в спектре и свойстве ядов змей // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981. С. 45–46. – **Давлятов Я.Д.** Некоторые результаты изучения изменчивости ядов змей // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1985. С. 65. – **Даревский И.С.** О пище обыкновенной гадюки // Природа. 1949. № 7. С. 64–65. – **Двигубский И.** Опыт естественной истории всех животных Российской Империи. [Т. 4]. Гады, или животныя пресмыкающияся. М.: Университ. типография, 1832. 48 с. – **Десятков В.Л.** Линька у змей // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1977. С. 80–82. – **Дробенков С.М.** Сравнительная оценка трофо-функциональной роли рептилий в различных типах экосистем Беларуси: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск: Институт зоологии АН Беларуси, 1996. 20 с. – **Дробенков С.М.** Экология и социальная организация популяции гадюки обыкновенной (*Vipera berus*) в зимний период // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 5. Тольятти, 2001. С. 45–50. – **Дробенков С.М.** Величина пищевого рациона и сезонная динамика трофической активности гадюки обыкновенной (*Vipera berus*) // Актуальные проблемы герпетологии и

токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 8. Тольятти, 2005. С. 18–25 – **Дрягин П.А.** Рептилии и амфибии Вятского края // Труды Вятского Пед. ин-та им. В.И. Ленина. Т. 1. Вятка: ВПИ, 1926. С. 113–155. – **Дунаев Е.А.** Земноводные и пресмыкающиеся Подмоскovie. М.: МосгорСИОН, 1999. 84 с. – **Дунаев Е.А., Орлова В.Ф.** Разнообразие змей (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). М.: Изд-во МГУ, 2003. 376 с.

Ермаков О.А. Земноводные и пресмыкающиеся Пензенской области: Методические рекомендации. Пенза, 1997. 40 с. – **Ермаков О.А., Титов С.В., Быстракова Н.В., Павлов П.В.** Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Пензенской области // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. Н.Новгород: Международный Социально-экологический Союз; Экоцентр «Дронт», 2002. С. 73–96.

Жаркова В.К. Пресмыкающиеся // Животный мир Рязанской области (материалы к фауне Рязанской области). Рязань, 1971. С. 55–58.

Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. Распространение и особенности биологии *Vipera nikolskii* в северной части Нижнего Поволжья // Проблемы общей биологии и прикладной экологии: Сб. тр. молодых ученых. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1997. Вып. 1. С. 168–170. – **Завьялов Е.В., Табачишин В.Г.** Современное состояние и особенности биологии *Vipera nikolskii* на охраняемых территориях северной части Нижнего Поволжья // Роль охороняемых природных территорий у збереженні біорізноманіття: Матеріали наукової конференції, присвяченої 75-річчю Канівського природного заповідника. Канів, 1998. С. 182–183. – **Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Табачишина И.Е., Шляхтин Г.В.** Герпетофауна национального парка «Хвалынский» (Саратовская область, Россия) // Вторая Международная научная конференция «Экологические особенности биологического разнообразия»: Тез. докл. Душанбе, 2002. С. 67–68. – **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. – **Затока А.Л.** Об оборонительном поведении обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1985. С. 76–77. – **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. – **Захаров А.М.** Ядовитый аппарат и действие яда гадюк и кобр // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1977. С. 92–93. – **Зиненко А.И.** Гибриды первого поколения между гадюкой Никольского, *Vipera nikolskii*, и обыкновенной гадюкой, *Vipera berus* (Reptilia, Serpentes, Vipiridae) // Вестник зоологии. 2003а. 37 (1). С. 101–104. – **Зиненко А.И.** Особенности морфологии *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) и *Vipera nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986 – следствие интрогрессивной гибридизации? // Змеи Восточной Европы: Материалы международной конференции. Тольятти, 2003б. С. 20–22. – **Зиненко А.И., Бондаренко З.В., Клаус К.** Сравнение размеров и пропорций тела новорожденных обыкновенной гадюки *Vipera berus berus* (Linnaeus, 1758) и гадюки Никольского *Vipera berus nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986 // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 8. Тольятти, 2005. С. 48–54. – [**Зябловский Е.**] Землеописание Российской империи для всех состояний Санктпетербургского Педагогического Института Ординарного Профессора Евдокима Зябловского. Ч. IV. СПб., 1810. 466 с.

Ивантер Э.В., Коросов А.В. Земноводные и пресмыкающиеся. 3 изд. Петрозаводск: ПетрГУ, 2002. 160 с. – **Ильин В.Ю.** Распространение обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Пензенской области // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. Тольятти, 1995. С. 18–19. – **Ильин Н.И.** Растительный и животный мир // Россия: Полное географическое описание нашего отечества. Настольная и дорожная книга для русских людей: Т. 3. Озерная область СПб.: Изд-ие А.Ф. Девриена, 1900. С. 46–69.

Кайбелева Э.И., Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В. Характеристика кариотипа гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*) с территории саратовского Правобережья // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 8. Тольятти, 2005. С. 55–57. – **Калецкая М.Л.** К биологии гадюки // Природа. 1956. №5. С. 101–102. – **Калябина С.А., Йогер У., Орлов Н.Л., Винк М.** Филогения и систематика гадюковых змей комплекса «*Vipera berus*» // Змеи Восточной Европы: Материалы международной конференции. Тольятти, 2003. С. 22–24. – **Кириков С.В.** В лесах и степях Южного Урала. М.: Гос. изд-во геогр. лит., 1953. 168 с. – **Копылов П.Е., Бакиев А.Г.** Об укусах людей гадюками в Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 5. Тольятти, 2001. С. 57–62. – **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. – **Коросов А.В.** Имитация терморегуляторного поведения гадюки // Математические методы в экологии: Тезисы докладов Всероссийской науч. школы. Петрозаводск, 2001. С. 158–159. – **Коросов А.В.** Анализ смертности в островных популяциях обыкновенной гадюки // Современная герпетология: Сб. науч. тр. Т. 3/4. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2005. С. 71–83. – **Коросов А.В.** Нагревание и остывание живой крупной гадюки *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 9. Тольятти, 2006. С. 88–108. – **Коросов А.В., Фомичев С.Н.** Структура трофических отношений в островном зооценозе: доминирование обыкновенной гадюки // Вопросы герпетологии. СПб., 2008. С. 191–197. – **Красавцев Б.А.** Исследование питания амфибий и рептилий: Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1938. 162 с. – **Кривошеев В.А.** Эколого-фаунистическая характеристика низших наземных позвоночных Ульяновской области и рекомендации по сохранению их разнообразия: Дис. ... канд. биол. наук. Ульяновск: Ульяновский ГУ, 2002. 206 с. – **Кривошеев В.А.** Кадастр фауны: амфибии и рептилии Ульяновской области. Экология и охрана. Ульяновск: УлГУ, 2006. 234 с. – **Кривошеев В.А., Пунько А.С., Салтыкова О.Г.** Земноводные и пресмыкающиеся Ульяновской области: Методическое пособие. Ульяновск: Общественное экологическое представительство «СИМБИОЗ», 2001. 56 с. – **Кривошеев В.А., Салтыкова О.Г., Салтыков А.В.** Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Ульяновской области // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. Н.Новгород: Международный Социально-экологический Союз; Экоцентр «Дронт», 2002. С. 133–153. – **Круликовский Л.К.** Заметка о фауне гадюк окрестностей г. Сарапула // Записки Урал. о-ва Любителей Естественных наук. Т. XI. 1888. С. 233–235. – **Кубанцев Б.С.** Батрахо и герпетологические исследования в Нижнем Поволжье // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 2. Тольятти, 1996. С. 33–36. – **Кубанцев Б.С., Колякин Н.Н.** Распределение и численность пресмыкающихся в северных районах Нижнего Поволжья // Всес. совещание по проблеме кадастра и учета животного мира. Ч. III. Уфа: Башк. кн. изд-во, 1989. С. 280–282. – **Кубанцев Б.С., Уварова В.Я., Косарева Н.А.** Животный мир Волгоградской области. Наземные позвоночные животные. Волгоград: Волгоградское кн. изд-во, 1962. 192 с. – **Кудрявцев С.В., Мамет С.В.** Ядовитые змеи: доступно о главном. М.: Книжный дом «Университет», 1998. 43 с. – **Кузьмин С.Л., Семенов Д.В.** Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. 139 с. – **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. – **Куранова В.Н., Колбинцев В.Г.** Биология обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Томской области // Л.: Наука, 1981. С. 80–81.

Лада Г.А. Линька и сезонная активность питания обыкновенной гадюки в Тамбовской области // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981. С. 82. – **Лазарева О.Г.** Змеи

Ивановской области: численность, распределение, краткий морфологический и биологический очерк // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 6. Тольятти, 2003. С. 63–70. – **Ларионов П.Д.** К экологии обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Якутии // Зоол. ж. 1977. Т. 56, № 6. С. 219–223. – [**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. – **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 Самарского научного центра РАН, 2004. С. 109–146. – **Литвинов Н.А., Ганщук С.В.** Обыкновенный уж и обыкновенная гадюка на юго-востоке Пермской области // Проблемы региональной Красной книги: Межвед. сб. науч. тр. Пермь: Перм. ун-т, 1997. С. 83–88. – **Литвинов Н.А., Ганщук 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. – **Литвинов Н.А., Ганщук С.В.** Экология амфибий и рептилий Пермской области // Региональный компонент в преподавании биологии, валеологии, химии: Сб. научно-методич. работ. Пермь: Пермский гос. пед. ун-т, 1999б. С. 18–41. – **Литвинов Н.А., Ганщук С.В.** Некоторые физиологические адаптации рептилий к критическим температурам // Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды: Материалы II регион. науч. конф. Челябинск, 2002. С. 99–103. – **Литвинов Н.А., Ганщук С.В.** Термобиология змей Волжско-Камского края // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конф. Тольятти, 2003. С. 50–53. – **Литвинов Н.А., Ганщук 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. научных и научно-методических работ. Вып. 4. Пермь: ПГПУ, 2006. С. 32–41.

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, ОСП «Парквей», 1999. С. 191–200. – **Магдеев Д.В., Бакиев А.Г.** Изучение фауны гадюк Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Вып. 1. Тольятти, 1995. С. 38–40. – **Маленев А.Л., Бакиев А.Г., Зайцева О.В., Шуршина И.В.** Протеолитическая активность и пептидный состав яда самцов и самок обыкновенной гадюки из Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 10. Тольятти, 2007а. С. 94–100. – **Маленев А.Л., Бакиев А.Г., Зайцева О.В., Шуршина И.В.** Токсичность яда обыкновенных гадюк из различных пунктов ареала // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2007б. Т. 9, № 1. С. 259–261. – **Маленев А.Л., Бакиев А.Г., Шуршина И.В., Зайцева О.В.** Протеолитическая активность нативного и сухого яда самцов и самок обыкновенной гадюки // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 9. Тольятти, 2006а. С. 118–122. – **Маленев А.Л., Зайцева О.В., Шуршина И.В., Наумкина Н.А., Павлов А.В.** Токсичность и биохимические свойства яда обыкновенной гадюки *Vipera berus* из Республики Татарстан // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 9. Тольятти, 2006б. С. 123–126. – **Мальчевский А.С.** Фауна позвоночных животных узких полезацильных лесных полос Заволжья (с точки зрения сложения биоценозов и значения их изменения): Дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1941. 286 с. – **Марков Г.С.** Паразитофауна рептилий Ленинградской области // Ученые записки ЛГУ. Серия биол. наук, вып. 28, № 141. 1952. С. 217–229. – **Махина В.В.** Природный парк «Щербаковский» – трансграничная ООПТ // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья: прошлое, настоящее, будущее: Материалы междунар. совещания, посвященного 10-летию Саратов. фил. Ин-та проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2005. С. 29–30. – **Миллер**

И.Д., Скалон О.В., Рябов С.А. Батрахо- и герпетофауна Тульской области // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1985. С. 140–141. – **Мильто К.Д.** Распространение и морфологические особенности черной лесостепной гадюки // Змеи Восточной Европы: Материалы международной конференции. Тольятти, 2003. С. 56–57. – **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. – **Мурзаева С.В., Маленев А.Л., Бакиев А.Г.** Протеолитическая активность яда гадюковых змей, содержащихся в неволе // Прикладная биохимия и микробиология. Т. 36, № 4. 2000. С. 488–491.

Наумкина Н.А., Павлов А.В. Медицинское значение обыкновенной гадюки на территории РТ // Вестник Татарского отделения Российской Экологической Академии. 2006. № 2 (28). С. 47–50. – **Наумкина Н.А., Павлов А.В.** Анализ частоты случаев укусов людей гадюками на территории Республики Татарстан за 2005–2006 гг. // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 10. Тольятти, 2007. С. 108–110. – **Никольский А.М.** Фауна России и сопредельных стран: Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. 2. Ophidia. Петроград, 1916. 350 с.

Огнев А.В., Лаптиков Ю.М. Распространение и некоторые особенности экологии обыкновенной гадюки, *Vipera berus*, в Московской области // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. М.: Наука, 1989. С. 37–39. – **Огнев С.И.** Материалы для фауны зверей, птиц и гадов юго-восточной части Орловской губернии // Известия Имп. Общества Любителей Естествознания, Антропологии и Этнографии. Т. ХСVIII / Дневник Зоологического Отделения Общества. Т. XIII, № 9. М.: Типография Имп. Моск. Ун-та, 1908. С. 10–63. – **Окороков В.И.** Животный мир // Природа Челябинской области. Челябинск: Южно-Уральское кн. Изд-во, 1964. С. 159–208. – **Окулова Н.М., Галушин В.М., Кувшинова С.Б.** Пресмыкающиеся Подмосковья // Третья конференция герпетологов Поволжья: Материалы региональной конференции. Тольятти, 2003. С. 56–59. – **Орлов Б.Н., Гелашвили Д.Б., Ибрагимов А.К.** Ядовитые животные и растения СССР. М.: Высш. шк., 1990. 272 с. – **Орлова В.Ф., Семенов Д.В.** Природа России: жизнь животных. Земноводные и пресмыкающиеся. М.: ООО Фирма «Издательство АСТ», 1999. 480 с.

Павлов А.В. Эколого-морфологическая характеристика обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) в зависимости от условий естественной и искусственной среды: Дис. ... канд. биол. наук. Казань: Казанский ГУ, 1998. 174 с. – **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 Самарского научного центра РАН, 2004. С. 49–61. – **Павлов А.В., Замалетдинов Р.И.** Животный мир Республики Татарстан. Амфибии и рептилии. Методы их изучения. Казань, 2002. 92+[16] с. – **Павлов П.В.** Рептилии заповедника «Приволжская лесостепь» // Фауна и экология животных: Межвуз. сб. науч. тр. Вып. 3. Пенза: Пензенский гос. пед. ун-т, 2002. С. 67–69. – **Павлов П.В.** Гадюки Пензенской области // Экологические исследования в Среднем Поволжье. Казань, 2004. С. 75–77. – **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. – **Павлов С.И., Магдеев Д.В., Гордиенко М.В.** Динамика популяций гадюки Никольского в зависимости от степени трансформации экосистем // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. Тольятти, 1995. С. 46–47. – **Паллас П.С.** Путешествие по разным провинциям Российской империи. Часть первая. СПб., 1773. [X]+658+117 с. – **Пенго К.** О родовых и видовых признаках гадюки (*Pelias* (*Vipera* Daud.) *berus* Merrem), с двумя разновидностями: а) пестрой (*Pelias* [*Vipera* Daud.] *berus* Merrem, varietas varia) и б) одноцветной или черной (*Pelias* [*Vipera* Daud.] *berus* Merrem, varietas nigra) // Труды общества испытателей природы при Императорском харьковском университете. 1870. Т. II. С. 1–29. – **Першаков**

А.А. Пресмыкающиеся и земноводные Марийской АССР // Очерки о животных Марийской АССР. Йошкар-Ола: Марийское кн. изд-во, 1983. С. 98–104. – **Песков А.Н.** Гадюки (Serpentes, Viperidae, *Vipera*) Волжского бассейна: фауна, экология, охрана и прикладное значение: Дис. ... канд. биол. наук. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003а. 169 с. – **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: Изд-во СГПУ, 2003б. С. 407–411. – **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 региональной конференции. Тольятти, 2003. С. 62–64. – **Пестов М.В., Маннапова Е.И.** Тепловой шок как причина гибели обыкновенных гадюк в естественных условиях // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 3. Тольятти, 1999. С. 87–89. – **Пестов М.В., Маннапова Е.И., Вострикова Г.А.** Медицинское значение обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Нижегородской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 4. Тольятти, 2000. С. 20–24. – **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. – **Пестов М.В., Маннапова Е.И., Ушаков В.А., Катунов Д. П.** Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Нижегородской области // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. Н.Новгород: Международный Социально-экологический Союз; Экоцентр «Дронт», 2002. С. 9–72. – **Положенцев П.А.** К фауне млекопитающих и гадов Бузулукского бора // Материалы по изучению природы Среднего Поволжья. Вып. 1. М.; Куйбышев: Куйбышевское краевое издательство, 1935. С. 77–96. – **Положенцев П.А.** Классы пресмыкающиеся и земноводные // Животный мир Среднего Поволжья (полезные и вредные животные). Куйбышев: Кн. изд-во, 1937. С. 91–99. – **Положенцев П.А.** Классы пресмыкающиеся и земноводные // Животный мир Среднего Поволжья (полезные и вредные животные). 2-е изд-ие. Куйбышев: ОГИЗ, 1941. С. 103–114. – **Положенцев П.А., Кучеров Е.В.** Изучим животный мир Башкирии. Уфа: Башкирское кн. изд-во, 1957. 56 с. – **Полынова Г.В., Полынова О.Е.** Проблемы сохранения герпетофауны Астраханской области // Актуальные проблемы экологии и природопользования: Сб. науч. тр. М.: Изд-во РУДН, 2000. С. 65–70. – **Попов В.А.** Пресмыкающиеся // Попов В.А., Лукин А.В. Животный мир Татарии. (Позвоночные). Казань, 1949. С. 141–149. – **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. Вып. 3. Казань: Таткнигоиздат, 1954. С. 7–217. – **Предтеченский С.А.** О фауне наземных позвоночных Тамбовского края // Изв. Тамб. о-ва изучения природы и культуры местного края Тамбов, 1928. № 3. С. 3–31. – **Приезжев Г.П., Попова Н.Ю.** Земноводные и пресмыкающиеся // Животный мир Удмуртии. Ижевск: Удмуртия, 1983. С. 53–58. – **Пузанов И.И., Козлов В.И., Кипарисов Г.П.** Животный мир Горьковской области. Горький: Горьк. кн. изд-во, 1955. 587 с. – **Пузанов И.И., Козлов В.И., Кипарисов Г.П.** Позвоночные животные Нижегородской области. Н.Новгород, 2005. 544 с.

Рузский М. Результаты исследования земноводных и пресмыкающихся в Казанской губ. и местностях с нею смежных. (Предварительный отчет Каз. Общ. Ест.): Приложение к протоколам заседаний Общества Естествоиспытателей при Императорском Казанском Университете, № 139. 1894. 8 с. – **Румянцев В.** Материалы по изучению фауны пресмыкающихся и земноводных Костромской губернии // Тр. Костромского Науч. О-ва по изучению местного края. Вып. XXXVII. Биологический сборник. (Из работ Биологической Станции Общества). 1926. С. 78–80. – **Ручин А.Б., Рыжов М.К.** Амфибии и рептилии Мордовии: видовое разнообразие, распространение, численность. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2006. 160 с. – **Рябов С.А.** К вопросу об экологии рептилий Тульской области // Биологическое разнообразие Тульского края на рубеже ве-

ков: Сб. науч. тр. Вып. 4. Тула: Гриф и К, 2004. С. 66–68. – **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.

Сабанеев Л. Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губ. М.: Тип. В. Готье, 1874. 204 с. – **Северцов Н.А.** Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии. Разсуждение, написанное для получения степени магистра зоологии, Николаем Северцовым. По наблюдениям, сделанным в 1844–53 годах. М.: Типография А. Евреинова, 1855. XXXVI+430 с. – **Семенов П.П., Семенов А.П.** Растительный и животный мир // Россия: Полное географическое описание нашего отечества. Настольная и дорожная книга для русских людей. Т. 2. Среднерусская черноземная область. СПб.: Изд-ие А.Ф. Девриена, 1902. С. 51–113. – **Соболевский Н.И.** Очерки фауны млекопитающих, пресмыкающихся и земноводных Московской области // Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та. Т. XLVII, вып. 6. Тр. каф-р геогр. ф-та. М.: МОПИ, 1956. С. 197–208. – **Соколов А.С.** К вопросу о перемещении обыкновенной гадюки // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981. С. 124–125. – **Соколов А.С., Лада Г.А.** Пресмыкающиеся // Красная книга Тамбовской области: Животные. Тамбов: ИЦ «Тамбовполиграфиздат», 2000. С. 231–237. – **Сорокин М.Г.** Класс пресмыкающиеся (Reptilia) // Шапошников Л., Головин О., Сорокин М., Тараканов А. Животный мир Калининской области. Калинин, 1959. С. 367–377. – **Старков В.Г., Уткин Ю.Н.** Сравнение ядов рода *Vipera* по материалам катионообменной хроматографии // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 5. Тольятти, 2001. С. 88–89. – **Старков В.Г., Уткин Ю.Н.** Новые данные о видовой принадлежности гадюк Самарской области // Третья конференция герпетологов Поволжья: Материалы региональной конференции. Тольятти, 2003. С. 81–82.

Табачишин В.Г., Табачишина И.Е., Кайбелева Э.И. Гадюка Никольского – *Vipera (Peliias) nikolskii* Vedmederja, Grubant, Rudaeva, 1986 // Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов: Изд-во Торгово-промышленной палаты Саратов. обл., 2006. С. 370–371. – **Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В., Завьялов Е.В.** Распространение и морфометрическая характеристика гадюки Никольского (*Vipera nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva) в Саратовской области // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. Тольятти, 1995. С. 54–55. – **Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В., Завьялов Е.В., Старожилова Д.А., Шепелев И.А.** Морфометрическая дифференциация и таксономический статус пресмыкающихся сем. Colubridae и Viperidae // Фауна Саратовской области: Сб. науч. тр. Т. 1, вып. 2. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1996. С. 39–70. – **Табачишина И.Е., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В.** Эколого-фаунистическая характеристика пресмыкающихся севера Нижнего Поволжья // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 7. Тольятти, 2004. С. 129–132. – **Ткаченко А.А.** Дополнение к списку позвоночных Башкирского заповедника // Сб. тр. Башкирского государственного заповедника. Вып. 3. М.: Лесная промышленность, 1971. С. 125–131.

Ушаков В.А. К биологии гадюки в условиях Горьковской области // Мат-лы к III Всес. совещ. «Вид и его продуктивность в ареале». Вильнюс, 1980. С. 75–77. – **Ушаков В.А., Гаранин В.И.** О сезонной активности земноводных и пресмыкающихся // Наземные и водные экосистемы: Межвуз. сб. Горький: Изд-во Горьк. ГУ, 1980. С. 11–21. – **Ушаков В.А., Пестов М.В.** К биологии обыкновенной гадюки в условиях Горьковской области // Вид и его продуктивность в ареале. М.: Наука, 1983. С. 76–82.

Хабибуллин В.Ф. Фауна пресмыкающихся Республики Башкортостан. Уфа: Изд-ие Башкирск. ун-та, 2001. 128 с. – **Хабибуллин В.Ф.** К офидиофауне Республики Башкортостан // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 7. Тольятти, 2004. С. 155–156. – **Хилков Т.Н.** Экспериментальная экология обыкновен-

ной гадюки *Vipera berus* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: Петрозаводский гос. ун-т, 1998. 25 с.

Цееб Я.Я. Животный мир Орловской области: Стенограмма публичной лекции. Орел, 1951. 68 с.

Чан Кьен. Систематика и экология обыкновенной гадюки *Vipera berus* (Linné, 1758): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1967. 14 с. – **Чегодаев А.Е.** Змеи как они есть / Новое в жизни, науке, технике. Сер. «Биология»; № 9. М.: Знание, 1990. 63 с. – **Чернов С.А.** Пресмыкающиеся – Reptilia // Животный мир СССР. Т. 4. Лесная зона. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 204–219. – **Четанов Н.А.** Микроклиматические условия обитания рептилий Пермского края // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии: Материалы региональной науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых 2006 и 2007 гг. Пермь, 2007. С. 180–183.

Шибанов Н.В. Змеи (Ophidia - Serpentes) // Жизнь животных по А.Э. Брему. Т. III. М.: Гос. уч.-пед. изд-во Наркомпроса, 1939. С. 707–786. – **Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В.** Распространение пресмыкающихся сем. Viperidae и Colubridae на территории Саратовской области // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. Тольятти, 1995. С. 61–63. – **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, 2005. 116 с. – **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. – **Шошева Н.В.** Биотопическое размещение и численность амфибий и рептилий Башкирского заповедника // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1985. С. 237–238.

Щербак Н.Н., Щербань М.И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев: Наукова думка, 1980. 268 с. – **Щербиновский Н.** Дневники Самарской природы 1916 года. Самара: Тип. Самарского Губ. Совета Нар. Хоз-ва № 2, 1919. 146 с.

Юмашев И.Ю. Термобиологические показатели обыкновенной гадюки в бассейне Верхней Волги // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. Тольятти, 1995. С. 63–65. – **Юшков Р.А.** Укусы гадюки обыкновенной в Пермской области // Геоэкологические аспекты хозяйствования, здоровья и отдыха: Тез. докл. на межгос. науч. конф. Ч. 2. Пермь, 1993. С. 158–160. – **Юшков Р.А.** Укусы человека гадюкой в Прикамье // Вопросы физической географии и геоэкологии Урала: Межвуз. сб. науч. тр. Пермь: Перм. ун-т, 1994. С. 149–157. – **Юшков Р.А., Воронов Г.А.** Амфибии и рептилии Пермской области: Предварительный кадастр. Пермь: Изд-во Пермского ун-та, 1994. 158 с.

Яды змеиные сухие: Технические условия ТУ 210 РСФСР 40-77. М., 1977. 9 с. – **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.

Andersson S. Freeze tolerance in the boreal adder *Vipera berus* // Abstr. 2nd Asian Herp. Meet. Ashgabat, 1995. P. 5. – **Andersson S., Johansson L.** Freeze tolerance in the boreal adder *Vipera berus* // Second World Congress of Herpetology: Abstr. Adelaide, 1994. P. 6. – **Andrén C., Nilson G.** Reproductive success and risk of predation in normal and melanistic colour morphs of the adder, *Vipera berus* // Biological Journal of the Linnean Society. 1981. V. 15, № 3. P. 235–246.

Bakiev A. Ökologie und Schutz der Kreuzottern in der mittlerer Volgaregion // 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. 3. – **Bakiev A.G., Böhme W., Joger U.** *Vipera (Pelias) [berus] nikolskii* Vedmederaya, 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. – **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. – **Bozhanskiy A.T., Orlova V.F.** Data on the Distribution and Ecology of *Vipera nikolskii* // Herpetology '97: Abstr. of the Third World Congress of Herpetology. Prague, 1997. P. 27.

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. Vol. 42, № 3–4. P. 327–336. – **Chippaux J.P., Boche J., Courtois B.** Electrophoretic patterns of the venoms from a litter of *Bitis gabonica* snakes // Toxicon. 1982. Vol. 27. P. 521–523.

Davis B.J. Disc electrophoresis-II. Method and application to human serum proteins // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1974. Vol. 121. P. 404–27. – **Dimitrov G., Kankonkar R.** Fractionation of *Vipera russelli* venom by gel filtration-II. Comparative study of yellow and white venoms of *Vipera russelli* with reference to the local necrotizing and lethal actions // Toxicon. 1968. Vol. 5. P. 283–288. – **Dwigubsky I.** Primitiae FAUNAE MOSQUENSIS, seu Enumeratio animalium, quae sponte circa Mosquam vivunt, quam SPECIMINIS LOCO Pro gradu Medicinae Doctoris legitime consequendo conscripsit Facultatis Medicae Adjunctes Ioannes Dwigubsky, quamque Cum thesibus annexis publice defender in Auditorio Universitatis majori Die 14 Jun. an. 1802. M.: Typis Caesareae Mosquensis Universitatis. Apud Luby, Hary et Popow. 1802. 222 p.

Eichwald E. Introductio in Historiam Naturalem Caspii Maris. Casani: Types Universitatis Caesareis, 1924. 60 p. – **Eversmann E.** Zoologische Erinnerungen aus den südwestlichen Vorgebirgen des Urals // Bulletin de la classe physico-mathématique de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg. T. 2, № 8. 1845. S. 116–128.

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. – **Frommhold E.** Die Kreuzotter. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag, 1964. 76 S.

Georgi I.G. Geographisch-phisikalische und Naturhistorische Beschreibung des Russischen Reichs. T. 3, Bd. 7. Königsberg, 1801. S. [2]+1681–2222. **Glenn J., Straight R.C.** The midget faded rattlesnake (*Crotalus viridis concolor*) venom: lethal toxicity and individual variability // Toxicon. 1977. Vol. 15. P. 129–133. – **Glenn J., Straight R.** Mojave rattlesnake *Crotalus scutulatus scutulatus* venom: variation in toxicity with geographical origin. Toxicon. 1978. Vol. 16. – P. 81–84. – **Gmelin J.F.** Caroli a Linné Systema Naturae. Ed. 13. Tom I. Pars III. Lipsiae: G.E. Beer, 1789. P. 1033–2224.

Höggren M. Mating strategies and sperm competition in the adder (*Vipera berus*) // Acta Universitatis Uppsaliensis. Compr. Summ Uppsala Diss. Fac. Sci. 1995. № 163. P. 1–27. – **Höggren M., Tegelström H.** Does long-term storage of spermatozoa occur in the adder (*Vipera berus*)? // Journal of Zoology. 1996. Vol. 240, № 3. P. 501–510. – **Höggren M., Tegelström H.** Genetic evidence for a first mate advantage in the adder (*Vipera berus*) // Herpetology '97: Abstr. of the Third World Congress of Herpetology. Prague, 1997. P. 100.

Iwanaga S., Suzuki T. Enzymes in Snake Venom // Snake venoms. Ch. IV. Pergamon Press. 1977. P. 61–158.

Joger U., Kalyabina-Hauf S.A., Schweiger S. et al. Phylogeny of eurasian *Vipera* (subgenus *Pelias*) // Programme & Abstracts: 12th Ordinary General Meeting of Societas Herpetologica Europaea. Saint-Petersburg, 2003. P. 77. – **Joger U., Lenk P., Baran I. et al.** Phylogenetic position of *Vipera barani* and of *V. nikolskii* within the *Vipera berus* complex // Programme and abstracts: 8th Ordinary General Meeting S. E. H. Bonn, 1995. P. 68–69. – **Joger U., Lenk P., Baran I. et al.** The phylogenetic position of *Vipera barani* and of *V. nikolskii* within the *Vipera berus* complex // Herpetologia Bonnensis. 1997. P. 185–194. – **Juszczyk W.** Płazy i gady krajowe. Warszawa: PWN, 1974. 721 s.

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. – **Kornalik F., Master R.W.P.** A comparative examination of yellow and white venoms of *Vipera ammodytes* // *Toxicon*. 1964. Vol. 2. P. 109–111. – **Krassawzeff B.A.** Die Torfmoos-Viper, eine neue Varietät (*Vipera berus sphagnosa* var. nova) // *Zoologischer Anzeiger*. Bd. 101, Heft 3/4. 1932. S. 80–81.

Laemmlly U.K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4 // *Nature*. 1970. Vol. 227. P. 680–685. – **Latifi M.** Variation in yield and lethality of venom from Iranian snakes // *Toxicon*. 1984. Vol. 22. P. 373–380. – **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. – **Litvinov N.A., Ganshchuk S.V.** Environment and body temperatures of Volga-Uraleian reptiles // *Programme & Abstracts: 12th Ordinary General Meeting of Societas Herpetologica Europaea*. Saint-Petersburg, 2003. P. 98. – **Luiselli L.** The mating strategy of the European adder, *Vipera berus* // *Acta Oecologia*. 1995. Vol. 16, № 3. P. 375–388.

Madsen T. Determinants of mating success in male adders, *Vipera berus* // *Second World Congr. of Herpetol.* Adelaide, 1993. P. 160. – **Malmström R., Höggren M., Tegeström H.** A method for detecting multiple paternity in free-ranging Adder (*Vipera berus*), from DNA fingerprints // *Mem. Soc. fauna et flora fenn.* 1995. Vol. 71, № 3–4. P. 151. **Master R. W. P., Kornalik F.** Biochemical differences in yellow and white venoms of *Vipera ammodytes* and Russell's viper // *J. Biol. Chem.* 1965. Vol. 240. P. 139–142. – **McDiarmid R.W., Campbell J.A., Touré T.A.** *Snakes Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. V. 1. Herpetologists' League: Washington, 1999. 511 p. – **Mebs D.** Snake venom composition and evolution of Viperidae // *Kaupia*. 1999. Vol. 8. P. 267–272. – **Mejakoff A.** Quelques observations sur les reptiles du gouvernement de Wologda // *Bull. de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. T. XXX, № IV. 1857. P. 581–590. – **Mertens R., Müller L.** Die Amphibien und Reptilien Europas (Zweite Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1940) // *Abh. Senckenberg. Naturforsch. Gesellsch. Frankfurt am Main*. 1940. Bd. 451. S. 1–56. – **Milto K.D., Zinenko O.I.** Distribution and morphological peculiarities of adders of the *Vipera berus* complex in Eastern Europe // *Programme & Abstracts: 12th Ordinary General Meeting of Societas Herpetologica Europaea*. Saint-Petersburg, 2003. P. 112. – **Milto K.D., Zinenko O.I.** Distribution and Morphological Variability of *Vipera berus* in Eastern Europe // *Herpetologia Petropolitana: Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. St. Petersburg, 2005. P. 64–73.

Nilson G. Male reproductive cycle of the European adder, *Vipera berus*, and its relation to annual activity periods // *Copeia*. 1980. № 4. P. 729–737. – **Nilson G., Tuniyev B., Andrén C. et al.** Taxonomic Position of the *Vipera xanthina* Complex // *Kaupia. Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte*. Heft 8. Darmstadt, 1999. P. 99–102.

[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 Academie der Wissenschaften, 1771. [12]+504 S. – **[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. Academiae Scientiarum, [1814]. [2]+428+135 p. – **Pomianowska-Pilipiuk I.** Energy balance and food requirements of adult vipers *Vipera berus* L. // *Ekol. pol.* 1974. Vol. 22. P. 195–211.

Rainer N. Density and seasonal movements of the adder (*Vipera berus* L., 1758) in subalpine environment // *Amphibia-Reptilia*. 1987. Vol. 8, № 3. P. 259–275.

Saint-Girons H. Observations préliminaires sur la thermoregulation des Vipères d'Europe // *Vie et Milieu*. 1975. Vol. 25, Fasc. 1, ser. C. P. 137–168. – **Schiemenz H.** Zur Ökologie und Bionomie der Kreuzotter (*Vipera b. berus* (L.)). Teil 1: Abulte Männchen und Weib-

chen // Zoologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden. 1978. Bd. 35, № 12. S. 203–218. – **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) // 12th Ordinary General Meeting of Societas Herpetologica Europaea: Programme & Abstracts. Saint-Petersburg, 2003. P. 147–148. – **Sokolov A.S.** On the Taxonomic Status of the Common Adder of the Partially Wooded Steppe of the Oka-Don Plain // Herpetologia Petropolitana: Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. St. Petersburg, 2005. P. 96–99. – **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. Vol. 49. P. 995–1001.

Taborska E. Intraspecies variability of the venom of *Echis carinatus* // Physiol. Bohemoslov. 1971. Vol. 20. P. 307–318. – **Tabatschischina I.E., Tabatschischin W.G., Sawjalow E.W.** Wachstumsdynamik bei *Vipera nikolskii* im Gebiet Saratow // Mauritiana (Altenburg). 2002. 18 (2002) 2. S. 203–206.

Viitanen P. Hibernation and seasonal movement of the viper, *Vipera berus berus* (L.) in Southern Finland // Annales Zoologici Fennici. 1967. Vol. 4, № 4. P. 472–546. – **Voženílek P.** Ty zmije. Praha: MŽP, 2000. 78 p. – **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.

Zinenko O. New data about hybridization between *Vipera nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986 and *Vipera berus berus* Linnaeus, 1758 // 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. 24.

Поступила в редакцию
1 ноября 2008 г.