

УДК 598.126.3:519.23(470.32)

ПОДВИДОВАЯ ПРИНАДЛЕЖНОСТЬ ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ (SERPENTES: VIPERIDAE) ИЗ ВОРОНЕЖСКОЙ И ЛИПЕЦКОЙ ОБЛАСТЕЙ

© М.В. Ушаков, А.И. Зиненко

Ключевые слова: гадюка Никольского; *Pelias berus nikolskii*; обыкновенная гадюка; *Pelias berus berus*; систематика; дискриминантный анализ; Воронежская область; Липецкая область.
Принадлежность гадюк из Воронежской и Липецкой областей к подвидам обыкновенной гадюки определялась с помощью дискриминантного анализа признаков фоллидозиса. Определено, что в дискриминацию подвидов основной вклад делают признаки число брюшных щитков и число скуловых щитков. В результате анализа гадюки из Воронежской и Липецкой областей были классифицированы как гадюка Никольского. При этом признаки имеют переходный характер от *P. b. nikolskii* к *P. b. berus*.

ВВЕДЕНИЕ

В Воронежской и Липецкой областях гадюки изучены недостаточно. Об этом говорят всего лишь два маленьких абзаца, посвященных обыкновенной гадюке *Pelias berus* (Linnaeus, 1758) в монографии С.М. Климова и соавт. [5]. Наиболее обстоятельные наблюдения за этой змеей выполнены в первой половине XX в. в Воронежском заповеднике И.И. Барабаш-Никифоровым и Н.К. Павловским [2], которые также ссылаются на результаты исследований К.К. Сент-Илера [6].

Относительно недавно из этого вида была выделена лесостепная гадюка, или гадюка Никольского *Pelias berus nikolskii* (Vedmederja, Grubant, Rudaeva, 1986) [3, 10]. Согласно описанию, эта форма обитает в южных районах России и на Украине между Днестром и Волгой. Более поздние исследования подтвердили ее присутствие к западу от Днестра на территории Украины, Молдавии и Румынии [12]. При этом на карте распространения внутривидовых форм обыкновенной гадюки Воронежская и Липецкая области представляют собой «белое пятно». Гадюка Никольского указывается лишь из Теллермановского леса и Хоперского заповедника [10, 8, 9]. Изучение распространения и определение подвидовой принадлежности популяций обыкновенной гадюки в регионе имеет существенное значение как с точки зрения фаунистики, так и в плане региональной природоохранной политики.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В 2008–2011 гг. суммарно отловлено 75 гадюк: 59 – в Воронежской области, 16 – в Липецкой (рис. 1). Из-за отсутствия показателей по ряду признаков из анализа исключены 5 особей, таким образом, объем использованной выборки составил 70 экз. Для увеличения размеров выборки гадюк из обеих точек в Липецкой области объединили для анализа в одну выборку.

Использованы следующие морфологические признаки: число брюшных щитков (Ventr.), число пар подхвостовых щитков (S. cd.), число рядов чешуй вокруг середины тела (Sq.), число верхнегубных (Lab.) и ниж-

негубных (S. lab.) щитков, число чешуй вокруг глаза, не считая надглазничного (С. ос.), число мелких щитков между глазом и верхнегубными (S. oc.), число скуловых щитков (Log.), число интеркантальных чешуй (Ic.), число парафронтальных щитков (Pf.). Для количественной оценки близости изученных гадюк к одному из двух подвидов проведен дискриминантный анализ

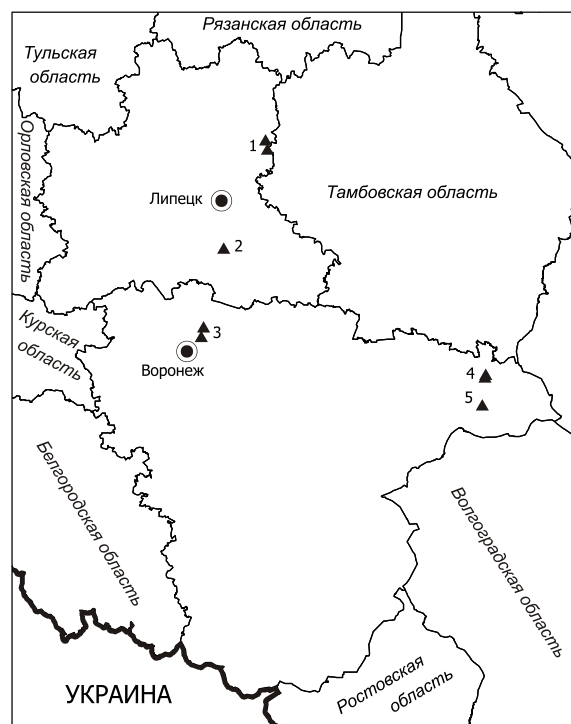


Рис. 1. Места отлова гадюк в Воронежской и Липецкой областях: 1 – Добровский район, Добровский лесхоз, Кривецкое лесничество; 2 – Усманский район, Куликовский лесхоз, Колодецкое лесничество; 3 – Рамонский и Новоусманский районы, Усманский бор; 4 – Борисоглебский городской округ, окр. с. Богана; 5 – Борисоглебский городской округ, окр. пос. Мировой Октябрь

по общей схеме, использованной в работе по определению систематической принадлежности гадюк из Западной Украины, Молдавии и Румынии [12]. В анализе использованы те же самые сравнительные выборки *P. b. berus* (из Закарпатской, Волынской и северной части Сумской областей Украины, Ленинградской, Новгородской, Псковской, Московской и Рязанской областей России и Белоруссии, $n = 192$) и *P. b. nikolskii* (из Харьковской области Украины и Воронежской области России, $n = 167$), представленные особями из популяций обоих подвидов, удаленных от зоны контакта и рассматриваемых нами как «эталонные» популяции.

Все анализы и описания внешней морфологии были проведены отдельно для самцов и самок, чтобы избежать эффекта влияния полового диморфизма, проявляющегося у обоих подвидов [10].

При подсчете частот встречаемости вариаций для билатеральных признаков фolidозиса изученных популяций вычислялась доля числа сторон, на которых проявилась та или иная вариация, от общего числа сторон. То есть единицей наблюдения являлась не особь, а ее половина (сторона). В этом случае объем выборки составлял $2n$. Основанием для этого служат результаты исследований Б.Л. Астаурова [9], установившего независимое проявление признака на разных сторонах одной и той же особи.

При использовании многомерных методов для билатеральных признаков рассчитывалось их среднее значение.

Анализ проводился в статистическом пакете StatSoft STATISTICA.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные выборочные показатели признаков фolidозиса гадюк Воронежской и Липецкой областей проявляют переходные черты между *P. b. berus* и *P. b. nikolskii* (табл. 1–3) [10]. Хотя средние значения признаков фolidозиса являются непосредственными характеристиками популяций, и мы всячески приветствуем их публикацию, использование их на практике затруднено: сравнение изучаемой выборки с эталонными дает неоднозначный результат из-за условности границ между подвидами и гибридными популяциями. Кроме того, степень близости к любой из выделенных групп («чистых» подвидов или гибридных популяций) невозможно оценить количественно, к тому же в таком сравнении не выделяются наиболее важные для определения диагностические признаки.

На наш взгляд, не имеют большого смысла таблицы сравнения выборок по критерию Стьюдента (например, [11]). Вероятность того, что отличия между популяциями будут достоверны, зависит от ряда факторов, в т. ч. и таких, как численность изученной выборки. Говоря о значимости и достоверности отличий, мы ничего не знаем об их масштабе, а, принимая во внимание существование изменчивости на межпопуляционном уровне, высоко достоверные отличия между популяциями могут быть зарегистрированы не только между таксонами, но и внутри таксонов между популяциями.

Для отнесения выборок гадюк из Воронежской и Липецкой областей к одному из подвидов обыкновенной гадюки был проведен дискриминантный анализ.

Таблица 1

Характеристика признаков фolidоза гадюк из Воронежской области

Признак	Самцы			Самки		
	<i>n</i>	$M \pm m$	Lim	<i>n</i>	$M \pm m$	Lim
Sq.	38	21,4 ± 0,13	21–24	20	21,3 ± 0,23	19–23
Ventr.	39	149,7 ± 0,39	145–156	20	152,9 ± 0,75	147–158
S. cd.	39	39,8 ± 0,38	34–45	20	33,0 ± 0,92	24–43
Pf.	70	2,6 ± 0,11	1–5	36	3,3 ± 0,16	1–5
Lab.	78	8,9 ± 0,06	8–10	40	9,1 ± 0,08	7–10
Sub. lab.	78	9,9 ± 0,10	8–12	40	9,8 ± 0,15	8–11
C. oc.	78	9,2 ± 0,10	8–12	40	9,4 ± 0,14	8–12
Lor.	76	2,6 ± 0,06	2–4	36	2,9 ± 0,05	2–3
Ic.	35	6,1 ± 0,32	4–12	21	8,7 ± 0,51	6–15

Таблица 2

Характеристика признаков фolidоза гадюк из Липецкой области

Признак	Самцы			Самки		
	<i>n</i>	$M \pm m$	Lim	<i>n</i>	$M \pm m$	Lim
Sq.	6	21,5 ± 0,34	21–23	10	21,2 ± 0,20	21–23
Ventr.	6	150,7 ± 1,33	147–155	10	151,8 ± 0,33	150–153
S. cd.	6	40,2 ± 1,28	36–45	10	33,1 ± 0,62	30–35
Pf.	12	2,8 ± 0,21	2–4	20	2,8 ± 0,24	1–5
Lab.	12	9,3 ± 0,14	9–10	20	8,9 ± 0,12	8–10
Sub. lab.	12	9,9 ± 0,30	9–12	20	9,3 ± 0,14	8–10
C. oc.	12	9,2 ± 0,24	8–11	20	9,2 ± 0,25	7–12
Lor.	12	2,8 ± 0,18	2–4	20	2,6 ± 0,11	2–3
Ic.	6	9,0 ± 1,34	5–14	10	7,9 ± 0,50	5–10

Таблица 3

Частоты встречаемости (%) количества рядов щитков между глазом и верхнегубными щитками (S. ос.)

	Воронежская область		Липецкая область	
	самцы, $n = 78$	самки, $n = 40$	самцы, $n = 12$	самки, $n = 20$
1 ряд	69,2	50,0	66,7	80,0
Переходные	24,4	32,5	33,3	15,0
2 ряда	6,4	17,5	0,0	5,0

Таблица 4

Стандартизированные коэффициенты дискриминантных функций для самцов и самок «эталонных» популяций подвидов *P. b. berus* и *P. b. nikolskii*

Признак	Самцы		Самки	
	Корень 1	Корень 2	Корень 1	Корень 2
Ventr.	-0,93	0,37	-0,71	-0,27
S. cd.			-0,32	0,02
S. ос.			-0,50	-0,50
Log.	-0,46	-0,89	-0,27	1,03
Собст. значения	1,17	0,08	1,22	0,19
Кум. доля дисп.	0,94	1,00	0,85	0,98

Таблица 5

Факторная структура. Объединенные внутригрупповые корреляции признаков с соответствующими дискриминантными функциями

Признак	Самцы		Самки	
	Корень 1	Корень 2	Корень 1	Корень 2
Ventr.	-0,89	0,46	-0,76	-0,19
S. cd.			-0,24	-0,04
S. ос.			-0,52	-0,16
Log.	-0,37	-0,93	-0,45	0,84

Мы использовали весь набор признаков, однако их часть делала слабый вклад в дискриминацию подвидов, и они были пошагово удалены из анализа на основании уровня значимости p для F -критерия. В конечных вариантах дискриминантного анализа главный вклад в разделение «эталонных» выборок подвидов у самцов вносили признаки Ventr. и Log., у самок – Ventr., S. cd., S. ос. и Log. Они дают хорошую дискриминацию между группами, выражающуюся в значимых расстояниях между ними. Для самцов квадрат расстояния Махаланабиса между обучающими выборками обыкновенной гадюки и гадюки Никольского составил 5,44, $F = 125,56$, $df = 2,224$, $p = 0,000$; для самок – 5,41, $F = 48,15$, $df = 4,166$, $p = 0,000$. Правильность определения в выделенных априори обучающих выборках *P. b. berus* и *P. b. nikolskii* для самцов составила 89,4 и 90,2 %, для самок – 93,2 и 90,1 %, соответственно.

В ходе выполнения канонического дискриминантного анализа для обоих полов и двух обучающих и четырех (в случае самок – трех, т. к. в одной из выборок (окр. с. Мировой Октябрь) самка только одна) анализируемых выборок, значимыми оказываются по две дискриминантные функции (корня). Стандартизированные коэффициенты этих функций показывают, что наибольший вклад в первую дискриминантную функ-

цию, объясняющую основную часть дисперсии данных, вносит число брюшных щитков (Ventr.), а во вторую функцию – число скуловых щитков (Log.) (табл. 4).

Эти же признаки образуют и наиболее сильные корреляции с функциями, позволяющие их интерпретировать (табл. 5).

Как следует из табл. 5, подвиды в основном отличаются по числу брюшных щитков, при этом оно выше у гадюки Никольского.

Дискриминантная функция для двух обучающих групп может быть рассчитана для самцов по формуле:

$$D = -0,30 \times \text{Ventr.} - 0,27 \times \text{Log.} + 45,30;$$

для самок:

$$D = -0,19 \times \text{Ventr.} - 2,21 \times \text{S. ос.} - 0,12 \times \text{S. cd.} - 0,38 \times \text{Sq.} - 0,12 \times \text{Log.} + 44,17.$$

Средние значения этой функции для обучающих групп обыкновенной гадюки и гадюки Никольского для самцов 1,22 и -1,01, для самок – 1,22 и -1,26, соответственно. Они позволяют рассчитать константу дискриминации, представляющую значение функции и равноудаленную от центров двух множеств [7]. Для

самцов это величина равна $-1,12$, для самок $-0,02$. Средние значения для изученных выборок даны в табл. 6 и иллюстрируют убывающее сходство с гадюкой Никольского в ряду Усманский бор – Липецк – Богана и Мировой Октябрь, которое проявляется в смещении средних значений дискриминантных функций у обоих полов в сторону положительных значений.

Для классификации в ходе выполнения дискриминантного анализа используются классификационные функции. Для самцов они имеют вид:

$$P. b. berus: 16,00 \times \text{Ventr.} + 4,99 \times \text{Log.} - 1168,10;$$

$$P. b. nikolskii: 16,71 \times \text{Ventr.} + 5,70 \times \text{Log.} - 1276,70.$$

Классификационные функции для самок представляют собой:

$$P. b. berus: 14,12 \times \text{Ventr.} + 2,46 \times \text{S. cd.} + 21,79 \times \text{S. oc.} - 0,42 \times \text{Log.} - 1094,96;$$

$$P. b. nikolskii: 14,63 \times \text{Ventr.} + 2,69 \times \text{S. cd.} + 25,93 \times \text{S. oc.} - 0,03 \times \text{Log.} - 1187,07.$$

Наблюдение приписывается тому подвиду, для которого классификационная функция из пары имеет наибольшее значение. Результаты классификации выборок из Воронежской и Липецкой областей даны в табл. 7. Видно, что большинство особей отнесено к подвиду *P. b. nikolskii*.

Рассчитанные средние квадраты расстояний Махаланобиса от центров выборок из Воронежской и Липецкой областей до центров «эталонных» популяций подвидов также указывают на близость экзаменуемых популяций к подвиду *P. b. nikolskii* (табл. 8). И это находит отражение в апостериорных вероятностях классификации изучаемых популяций как относящихся к лесостепной гадюке (табл. 9).

Вычисленные апостериорные вероятности классификации для гадюк из Воронежской и Липецкой областей оказались ниже, чем для «чистых» популяций гадюки Никольского [4]. Причем наиболее низкие значения получены для самок, у которых наблюдается более сильное смещение признаков в сторону фенотипа *P. b. berus*.

Таблица 6

Средние значения дискриминантной функции для изученных выборок гадюк из Воронежской и Липецкой областей

Место сбора	Самки			Самцы		
	<i>n</i>	Ср. знач. функции	lim	<i>n</i>	Ср. знач. функции	lim
Липецкая область	10	-0,64	-2,29–0,56	5	-0,89	-2,42–0,33
Мировой Октябрь	1	0,62	0,62	8	-0,36	-1,00–0,48
Богана	11	-0,40	-1,65–1,25	28	-0,31	-2,18–1,07
Усманский бор	8	-0,94	-3,60–1,71	3	-1,26	-1,27–1,24

Таблица 7

Результаты классификации гадюк из Воронежской и Липецкой областей

Место сбора	Самцы		Самки	
	<i>P. b. berus</i> <i>p</i> = 0,455	<i>P. b. nikolskii</i> <i>p</i> = 0,545	<i>P. b. berus</i> <i>p</i> = 0,503	<i>P. b. nikolskii</i> <i>p</i> = 0,497
Липецкая область	0	5	3	7
Мировой Октябрь	2	6	–	–
Богана	7	21	4	7
Усманский бор	0	3	2	6
Всего	9	36	9	20

Таблица 8

Средние квадраты расстояний Махаланобиса до центров «эталонных» популяций *P. b. berus* и *P. b. nikolskii*

Место сбора	Самцы		Самки	
	<i>P. b. berus</i>	<i>P. b. nikolskii</i>	<i>P. b. berus</i>	<i>P. b. nikolskii</i>
Липецкая область	6,07 ± 2,168	1,22 ± 0,386	7,57 ± 1,648	4,31 ± 0,809
Мировой Октябрь	3,96 ± 0,803	1,83 ± 0,438		
Богана	3,95 ± 0,678	2,05 ± 0,319	7,00 ± 1,449	5,37 ± 0,737
Усманский бор	6,92 ± 0,157	0,37 ± 0,156	12,42 ± 2,587	8,88 ± 1,737

Таблица 9

Размер выборки, средневыворочная апостериорная вероятность отнесения к *P. b. nikolskii* и доля особей, имеющих апостериорную вероятность отнесения к этому таксону более 0,5

Место сбора	<i>n</i>	Апостериорная вероятность отнесения к <i>P. b. nikolskii</i>	lim	% особей, имеющих больше 0,5 апостериорную вероятность отнесения к <i>P. b. nikolskii</i>
Самцы				
Липецкая область	5	0,87 ± 0,038	0,79–1,00	100
Мировой Октябрь	8	0,72 ± 0,089	0,31–0,94	63
Богана	28	0,68 ± 0,052	0,10–1,00	75
Усманский бор	3	0,97 ± 0,000	1,00–1,00	100
Самки				
Липецкая область	10	0,71 ± 0,083	0,34–1,00	70
Богана	11	0,63 ± 0,091	0,06–0,98	64
Усманский бор	8	0,67 ± 0,146	0,04–1,00	75

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования признаков фolidоза *P. b. berus* и *P. b. nikolskii* показали, что наибольший вклад в различия подвидов вносят число брюшных щитков и число скуловых щитков. Это позволило установить, что популяции из северной части Воронежской области и из Липецкой области представлены лесостепной гадюкой, которые, однако, по сравнению с более южными «эталонными» выборками, имеют большее сходство с *P. b. berus*. Сравнение ядов гадюк из Липецкой и Вологодской областей также указывает на ферментативную активность яда змей в Верхнем Подонье, свойственную для *P. b. nikolskii* [4]. Последовательности митохондриального гена цитохрома *b*, прочитанные у особей из двух популяций в Липецкой области и одной популяции в Воронежской области, подтверждают этот вывод (Зиненко, неопубликованное). Эти результаты позволяют провести границу между распространением *P. b. berus* и *P. b. nikolskii* к северу от указанных местонахождений в Липецкой и Воронежской области, возможно, на территории Тульской и Рязанской областей. Скорее всего, гадюка Никольского на север не выходит за пределы бассейна р. Дон, в верховьях которого и следует искать ее наиболее северные популяции. Подтверждается также приуроченность этого таксона в России к зоне широколиственных лесов в пределах Среднерусской возвышенности [12]. Смещение изученных выборок в пространстве канонических переменных в сторону обыкновенной гадюки может свидетельствовать об интродукции на территории региона.

ЛИТЕРАТУРА

1. Астауров Б.Л. Исследование наследственного изменения галтеров у *Drosophila melanogaster* Schin. // Наследственность и развитие. М., 1974. С. 9-53.
2. Барабаш-Никифоров И.И., Павловский Н.К. Фауна наземных позвоночных Воронежского государственного заповедника // Труды Воронеж. гос. заповедника. Воронеж: Воронеж. обл. книгоизд-во, 1948. Вып. 2. С. 7-128.
3. Ведмедеря В.И., Грубант В.Н., Рудаева А.В. К вопросу о названии черной гадюки лесостепи Европейской части СССР // Вестник Харьковского университета. 1986. № 288. С. 83-85.

4. Зайцева О.В., Маленев А.Л., Бакиев А.Г., Ушаков М.В., Ползиков Д.Н. Особенности морфологии обыкновенных гадюк и биохимических свойств их яда у границ бассейна Верхней Волги // Актуальные проблемы экологии и охраны окружающей среды: материалы 7 междунар. науч.-практ. конф. «Татищевские чтения: актуал. пробл. науки и практики». Тольятти, 2010. С. 61-67.
5. Климов С.М., Климова Н.И., Александров В.Н. Земноводные и пресмыкающиеся Липецкой области. Липецк: ЛГПИ, 1999. 82 с.
6. Сент-Илер К.К. Опыт изучения фауны Воронежского государственного бобрового заповедника // Труды Воронежского государственного университета. Воронеж, 1935. Т. 8. Вып. 3.
7. Сошникова Л.А., Тамашев В.Н., Уебе Г., Шеффер М. Многомерный статистический анализ в экономике. М.: ЮНИТИ-ДАНА, 1999. 598 с.
8. Ушаков М.В. О результатах изучения герпетофауны в Новохоперском и Борисоглебском районах Воронежской области в 2006–2008 годах // Проблемы мониторинга природных процессов на особо охраняемых природных территориях: материалы междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 75-летию Хопер. гос. природ. заповедника. Воронеж, 2010. С. 122-124.
9. Ушаков М.В., Бабенкова Е.Н. К изучению гадюки Никольского, *Vipera (Pelias) berus nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986, Теллермановского леса (Воронежская область) // Вопросы герпетологии: материалы 4 съезда Герпетол. о-ва им. А.М. Никольского. СПб., 2011. С. 273-277.
10. Milo K.D., Zinenko O.I. Distribution and morphological variability of *Vipera berus* in Eastern Europe // Herpetologia Petropolitana. SPb., 2005. P. 64-73.
11. Sokolov A.S. On the taxonomic status of the common adder of the partially wooded steppe of the Oka-Don Plain // Herpetologia Petropolitana. SPb., 2005. P. 96-99.
12. Zinenko O., Turcanu V., Strugariu A. Distribution and morphological variation of *Vipera berus nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986 in Western Ukraine, the Republic of Moldova and Romania // Amphibia – Reptilia. 2010. № 31. P. 51-67.

Поступила в редакцию 15 мая 2013 г.

Ushakov M.V., Zinenko A.I. SUBSPECIES STATUS OF COMMON ADDER (SERPENTES: VIPERIDAE) OF VORONEZH AND LIPETSK PROVINCES

Subspecies diagnostics of *Pelias berus* from Voronezh and Lipetsk Provinces was carried out by discriminant analysis of characters of the pholidosis. It was detected that features of the number of ventral and loreal scales made the most important contribution to subspecies determination. As a result of analysis the vipers of both Voronezh and Lipetsk Provinces were classified as Nykolsky's viper. At the same time features have intermediate character from *P. b. nikolskii* to *P. b. berus*.

Key words: Nikolsky's viper; *Pelias berus nikolskii*; common adder; *Pelias berus berus*; systematic; discriminant analysis; Voronezh Province; Lipetsk Province.