

ШИРЯЕВА ИННА ВЛАДИМИРОВНА

ВОСТОЧНАЯ СТЕПНАЯ ГАДЮКА *Vipera renardi*

В ВОЛЖСКОМ БАССЕЙНЕ:

**МОРФОЛОГИЯ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ТЕРМОБИОЛОГИЯ, ПИТАНИЕ,
СВОЙСТВА ЯДА**

Специальность: 03.02.08 – экология (биология)

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Работа выполнена в лаборатории герпетологии и токсикологии
Института экологии Волжского бассейна РАН

Научный руководитель: кандидат биологических наук, доцент
Андрей Геннадьевич Бакиев

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Игорь Анатольевич Евланов;

доктор биологических наук, доцент
Александр Борисович Ручин

Ведущая организация: **Пензенский государственный педагогический
университет им. В.Г. Белинского**

Защита диссертации состоится **25 ноября 2011 г. в 15⁰⁰ часов** на заседании диссертационного совета Д 002.251.01 при Институте экологии Волжского бассейна РАН по адресу: 445003, г. Тольятти, ул. Комзина, 10.

Тел. 8(8482) 489-977; факс 8(8482) 489-504; e-mail: ievbras2005@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии Волжского бассейна РАН, с авторефератом – в сети Интернет на сайте ИЭВБ РАН по адресу: <http://www.ievbras.ru>

Автореферат разослан «_____» октября 2011 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



А.Л. Маленев

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследований. Через Волжский бассейн проходит северная граница ареала восточной степной гадюки *Vipera renardi* (Christoph, 1861), при этом стоково-водосборный бассейн среднего течения Волги населяют самые северные в мире популяции данного вида, находящиеся в зоне симпатрии с другим видом рода *Vipera* Laurenti, 1768 – обыкновенной гадюкой *V. berus* (Linnaeus, 1758). До недавнего времени считалось, что в Волжском бассейне распространен только один подвид степной гадюки – номинативная форма *V. r. renardi* (Christoph, 1861). Но изучение морфологической изменчивости и экологических особенностей различных популяций *V. renardi* позволило описать новый подвид – гадюка Башкирова *V. r. bashkirovi* Garanin et al., 2004 – распространенный только в бассейне Средней Волги, точнее на некоторых островах Куйбышевского водохранилища и в некоторых левобережных районах Татарстана, Самарской и Ульяновской областей. В нашей статье (Павлов и др., 2011) доказано наличие естественной гибридизации гадюки Башкирова и обыкновенной гадюки.

Яд степной гадюки входит в состав лекарственных препаратов; возможно его использование как источника ферментов, в частности 5'-нуклеотидазы (Орлов и др., 1990). Однако свойства ее яда остаются малоизученными. Литературные данные, касающиеся изучения свойств ядовитого секрета степных гадюк, населяющих Волжский бассейн, и их естественных гибридов с обыкновенными гадюками до наших исследований отсутствовали.

Восточная степная гадюка относится к змеям с сокращающейся численностью. Данный таксон занесен в Приложение к Красной книге Российской Федерации (2001), а также в Красные книги республик и областей, полностью или частично территориально относящихся к Волжскому бассейну: в Красную книгу Республики Башкортостан (2004), Красную книгу Республики Татарстан (2006), Красные книги Липецкой (1997), Ульяновской (2004), Пензенской (2005), Саратовской (2006) и Самарской (2009) областей.

Для эффективной охраны и рационального использования степной гадюки необходимо углубленное изучение целого ряда аспектов ее биологии и экологии.

Цель и задачи исследований. Цель настоящей работы – исследование недостаточно изученных вопросов биологии и экологии *Vipera renardi* в Волжском бассейне. Для достижения поставленной цели необходимо было решить следующие задачи:

- 1) дать сравнительную характеристику внешних морфологических признаков;
- 2) детализировать распространение;
- 3) исследовать сезонные и возрастные изменения в питании;
- 4) сравнить термобиологические параметры степной гадюки и ее пищевого объекта – разноцветной ящурки *Eremias arguta* (Pallas, 1773), а также разных популяций *V. renardi*;

5) изучить некоторые свойства яда.

Научная новизна. Дополнены различительные признаки восточной степной *V. renardi* и обыкновенной *V. berus* гадюк, населяющих Волжский бассейн, уточнены диагностические признаки подвида *V. r. bashkirovi*. Картированы современные места находок степных гадюк для Волжского бассейна в целом и составлен кадастр к ним. Впервые изучены некоторые свойства яда восточной степной гадюки и гибридов *V. renardi* с *V. berus*.

Теоретическое значение. Материалы, изложенные в диссертации, расширяют сложившиеся представления о филогении, биологии и экологии гадюк, свойствах их ядов. Основные положения и выводы вносят вклад в систематику, факториальную экологию и термобиологию рептилий.

Практическая значимость результатов. Материалы диссертационного исследования могут быть использованы при разработке мер охраны и рационального использования гадюк.

Связь темы диссертации с плановыми исследованиями. Исследования по теме входят в план фундаментальных исследований ИЭВБ РАН по направлениям «Экология организмов и сообществ» (6.2. «Закономерности природной и антропогенной трансформации экосистем различного типа и уровня организации бассейна Средней и Нижней Волги») и «Биологическое разнообразие» (6.3. «Видовое и экосистемное биоразнообразие в бассейне Средней и Нижней Волги»).

Апробация работы. Результаты диссертационного исследования докладывались и обсуждались на научных конференциях «Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики» (Тольятти, 2007, 2009, 2011), Четвертой конференции герпетологов Поволжья (Тольятти, 2007), Второй международной научной конференции «Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных» (Саранск, 2009), Чтениях памяти проф. В.А. Попова (Казань, 2009), Молодежной научной конференции «Актуальные проблемы экологии Волжского бассейна» (Тольятти, 2009, 2011), Международной молодежной конференции (Уфа, 2009), IV съезде Герпетологического общества им. А.М. Никольского (Казань, 2009), Третьей конференции по биологии гадюк (Италия, Пиза, 2010).

Публикация результатов исследования. Автором опубликованы 22 работы по теме диссертации (в том числе 6 статей в рецензируемых изданиях, рекомендуемых ВАК, и одна коллективная монография).

Декларация личного участия автора. Автор принимал личное участие в проведении полевых исследований, лабораторных экспериментов и в статистической обработке результатов. Текст диссертации написан автором по плану, согласованному с научным руководителем. Доля участия автора в совместных публикациях примерно пропорциональна числу соавторов.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Количество брюшных щитков не относится к диагностическим признакам подвида *V. r. bashkirovi*.

2. Использование индекса термоадаптации для анализа результатов полевых исследований рептилий не оправдано в случае сравнения разных популяций одного вида.

3. Для выявления межвидовой гибридизации *V. renardi* и *V. berus* можно использовать протеолитическую активность и пептидный состав змеиного яда.

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, семи глав, выводов и списка использованной литературы. Общий объем диссертации составляет 151 страницу. Работа содержит 15 таблиц и 21 рисунок. Список литературы включает 275 источников, в том числе 48 на иностранных языках.

Благодарности. Автор благодарит за помощь в сборе и обработке материала: заведующего кафедрой зоологии Пермского госпедуниверситета, к.б.н., профессора Н.А. Литвинова; с.н.с. Волжско-Камского заповедника, к.б.н. А.В. Павлова; н.с. ИЭВБ РАН, к.б.н. Г.В. Епланову; аспиранта ИЭВБ РАН О.В. Зайцеву; с.н.с. ФГБУ Национальный парк «Самарская Лука» А.А. Поклонцеву. Особая признательность выражается автором своему научному руководителю, с.н.с. ИЭВБ РАН, к.б.н., доценту А.Г. Бакиеву и заведующему лабораторией герпетологии и токсинологии ИЭВБ РАН, к.б.н. А.Л. Маленеву за внимание и помощь на всех этапах исследования.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы и личных сообщений специалистов

Глава включает следующие разделы: этимология латинского названия и типовая территория восточной степной гадюки, синонимы, описание, систематика, распространение, станции и обилие, сезонная и суточная активность, термобиология, размножение, гибридизация с другими видами гадюк, линька, продолжительность жизни, питание, паразиты, хищники, защитное поведение, укусы степными гадюками людей и домашних животных, клиническая картина, состав и механизм действия яда, состояние охраны в Волжском бассейне.

Глава 2. Материалы и методы

Отлов степных гадюк ($n > 300$) мы проводили в Астраханской, Волгоградской, Самарской, Саратовской и Ульяновской областях, а также в Республике Татарстан (2008–2010 гг.). Изучение змей и взятие у них яда проводили на месте, без изъятия животных из естественной среды, либо в лабораторных условиях с последующим выпуском гадюк в места отлова. У пойманных и коллекционных экземпляров измерялись или подсчитывались следующие **морфологические признаки**: *L.* – длина туловища от кончика морды до анального отверстия, мм; *L. cd.* – длина хвоста, мм; *Ventr.* – количество брюшных щитков, включая превентральные; *S. cd.* – количество пар подхвостовых щитков; *Ic.* – количество интеркантальных щитков; *Lor.* – количе-

ство скуловых, или лореальных щитков; *Lab.* – количество верхнегубных щитков; *S. lab.* – количество нижнегубных щитков; *C. oc.* – количество окологлазничных щитков; *S. oc.* – количество рядов подглазничных чешуй (полный ряд чешуй принимался как равный 1,0, а неполный как равный 0,5; затем эти значения складывали); *ZW* – количество изгибов дорсомедиальной полосы. **Картирование мест находок и составление кадастра** проводили на основании собственных данных, литературных сведений, личных сообщений специалистов и коллекционных материалов. **Температуру** тела в пищевode у всех животных и температуру внешней среды измеряли одним и тем же термисторным датчиком. Температуру внешней среды – приземного воздуха на высоте 1,0–1,5 см и поверхности субстрата – регистрировали в точке, где примерно находилась середина тела обнаруженной рептилии. Измерение температуры тела проводили в течение не более 20 секунд после поимки животного, а внешней среды – не более одной минуты. **Питание** изучали бескровным методом пальпации (стимуляция срыгивания). **Ядовзятия** проводили механическим способом, массируя пальцами ядовитые железы. **Протеолитическую активность** яда гадюк определяли по гидролизу казеината натрия (Murata et al., 1963). **Определение концентрации белка в растворе яда** проводили по методу Лоури (Lowry et al., 1951). **Активность оксидазы L-аминокислот яда** определяли с использованием в качестве субстрата L-фенилаланина (Wellner, Lichtenberg, 1966). **Эксперименты по токсикометрии** планировали и проводили согласно рекомендациям ВОЗ (Принципы и методы..., 1981) и по методике, описанной в работе М.Е. Безрукова с соавторами (1995). Все опыты по определению среднесмертельной дозы ЛД₅₀ ядов гадюк проводили на белых лабораторных мышах (самцах массой 20±1 г) и на личинках банановых сверчков *Gryllus assimilis* (массой 0,85±0,1 г без учета пола особей). **Электрофоретическое разделение пептидов яда** проводили по методу Лэммли (Laemmli, 1970).

Для сравнения с *V. renardi* использовали собранные нами данные, а также сведения о других видах гадюк рода *Vipera* из литературных источников и личных сообщений специалистов.

Глава 3. Внешнеморфологические признаки

3.1. Сравнение внешнеморфологических признаков восточной степной и обыкновенной гадюк

В качестве внешних диагностических признаков, по которым различаются степная и обыкновенная гадюки, используют количество апикальных чешуй, соприкасающихся с межчелюстным щитком, а также положение и размер ноздри. Обычно степная гадюка имеет только одну апикальную чешуйку и небольшое носовое отверстие, прорезанное в нижней части носового щитка, а обыкновенная гадюка отличается наличием двух апикальных чешуй и крупной ноздри, прорезанной в центре носового щитка.

Для выявления дополнительных признаков фолидоза, позволяющих определять видовую принадлежность гадюк, проведено сравнение наших данных по фолидозу восточной степной гадюки в Волжском бассейне и литературных данных (Milto, Zinpenko, 2005) по фолидозу обыкновенной гадюки в Восточной Европе. В табл. 1 представлены минимальные и максимальные среднепопуляционные значения признаков. Значения двусторонних признаков здесь – это полусумма значений слева и справа.

Таблица 1

Диапазоны средних значений признаков фолидоза
восточной степной и обыкновенной гадюк

Признак	Половая принадлежность особей	Вид гадюк	
		<i>V. renardi</i>	<i>V. berus</i>
<i>Ventr.</i>	♀♀	147,0–150,4	147,4–154,2
	♂♂	143,0–147,0	143,6–151,6
<i>S. cd.</i>	♀♀	25,6–29,4	30,4–33,3
	♂♂	32,9–37,2	37,8–42,3
<i>Lab.</i>	♀♀	8,8–9,2	8,6–9,2
	♂♂	8,8–9,0	8,6–9,1
<i>S. lab.</i>	♀♀	9,3–10,6	9,9–11,0
	♂♂	9,4–10,1	10,1–10,8
<i>C. oc.</i>	♀♀	9,5–9,8	8,8–10,0
	♂♂	8,6–10,2	9,0–10,1
<i>S. oc.</i>	♀♀	1,0–1,5	1,0–1,6
		2*: 0,0%	2*: 0,6–14,4%
	♂♂	1,1–1,4	1,0–1,3
		2*: 0,0%	2*: 1,3–6,8 %
<i>Ic.</i>	♀♀	3,9–4,8	8,1–10,4
	♂♂	3,8–4,6	7,4–10,9
<i>Lor.</i>	♀♀	4,8–5,2	2,9–4,7
	♂♂	4,1–4,8	2,5–3,7

2* –встречаемость особей с двумя полными рядами подглазничных чешуй.

Исходя из данных табл. 1, выделены три признака фолидоза, по которым диапазоны средних значений между двумя видами даже не перекрываются: число пар подхвостовых щитков (*S. cd.*), количество интеркантальных щитков (*Ic.*); количество лореальных чешуй (*Lor.*). Обращено внимание на признак *S. oc.* Для обыкновенной гадюки характерно наличие особей с двумя рядами подглазничных чешуй. К настоящему моменту в волжских популяциях степной гадюки нами не было встречено экземпляров с двумя полными рядами подглазничных чешуй.

3.2. Межпопуляционное сравнение внешнеморфологических признаков восточной степной гадюки

Для изучения межпопуляционных особенностей морфологии восточной степной гадюки в Волжском бассейне были использованы значения основных морфологических признаков для пяти популяций, представленных наиболее репрезентативными выборками.

При описании *V. r. bashkirovi* В.И. Гаранин и соавторы (2004) к диагностическим признакам подвида относят в среднем большое число брюшных щитков. Согласно нашим данным, результаты сравнения по количеству вентральных щитков гадюки Башкирова из Спасского района Татарстана с двумя популяциями номинативного подвида оказываются противоречивыми. В сравнении с популяцией из окрестностей бывшей Сарепты (Волгоградская область, Светлоярский район) брюшных щитков у гадюк из «спасской» популяции в среднем больше, а при сравнении с популяцией из окрестностей станции Досанг (Астраханская область, Красноярский район) их оказывается меньше. В обоих случаях статистически значимые различия выявлены только при сравнении самок. Таким образом, количество вентральных щитков из списка диагностических признаков гадюки Башкирова следует исключить.

3.3. Внутрипопуляционное сравнение внешнеморфологических признаков восточной степной гадюки

Для внутрипопуляционного сравнения внешних признаков *V. renardi* в качестве примера выбрана популяция, населяющая окрестности Досанга. Сравнивались самки и самцы. Статистически значимые половые различия выявлены по шести морфологическим признакам (табл. 2).

Таблица 2

Морфологическая характеристика восточной степной гадюки из Красноярского района Астраханской области

Признак	Самки				Самцы				t_{ϕ}	P
	n	Min	max	$M \pm m$	n	min	max	$M \pm m$		
<i>L./L. cd.</i>	39	7,65	10,00	8,7±0,08	21	5,98	7,33	6,7±0,08	15,81	<0,001
<i>Ventr.</i>	48	146	156	150,4±0,36	29	142	153	146,9±0,51	5,74	<0,001
<i>S.cd.</i>	47	25	32	29,4±0,23	28	35	40	37,2±0,23	22,47	<0,001
<i>Ic.</i>	48	1	6	3,9±0,14	29	2	8	3,8±0,20	0,42	>0.05
<i>C. par.</i>	48	8	13	10,1±0,17	29	7	12	9,7±0,21	1,85	>0.05
<i>C. oc.</i>	48	17	22	19,0±0,17	29	18	21	19,1±0,19	0,38	>0.05
<i>Lor.</i>	48	7	14	9,9±0,23	29	4	13	8,2±0,32	4,53	<0,001
<i>Lab.</i>	48	16	20	18,0±0,07	29	16	18	17,7±0,11	2,42	<0,05
<i>S. lab.</i>	48	19	23	20,5±0,13	29	17	21	20,1±0,15	1,86	>0.05
<i>ZW</i>	47	55	71	61,0±0,64	29	57	73	63,0±0,72	2,09	<0,05

Глава 4. Распространение восточной степной гадюки в пределах Волжского бассейна

Картированы 92 современных местообитания восточной степной гадюки в пределах Волжского бассейна. В кадастре отмечены географические привязки и источники информации.

Северные границы многих видов рептилий определяются температурным фактором. Показано, что северная граница восточной степной гадюки в Волжском бассейне находится в пределах изолиний средней месячной температуры июля $+18,5...+20,0^{\circ}\text{C}$.

Уточнена зона симпатрии степной и обыкновенной гадюк в Волжском бассейне. Их ареалы перекрываются в Саратовской, Самарской, Оренбургской, Ульяновской и Пензенской областях, в республиках Татарстан и Башкортостан.

Глава 5. Сезонные и возрастные изменения питания восточной степной гадюки

В окрестностях Досанга в 2009 г. отловлено 160 гадюк, из которых 33, т.е. 20,6%, оказались с наполненными желудками. В каждом наполненном желудке было только по одному пищевому объекту, поэтому количество извлеченных объектов соответствует количеству наполненных желудков.

В данной выборке доля змей с пищей в желудках увеличивалась с мая по сентябрь. В мае отловлено 93 гадюки, у 11 (11,8%) из них отмечены наполненные пищей желудки; в июле – 41 гадюка, с пищей 8 (19,5%); в сентябре – 26 гадюк, с пищей 14 (53,8%). Сравнение выборочных долей позволило выявить статистически значимые различия между маем и сентябрем ($t_{\phi} = 4,64$, $P < 0,001$), июлем и сентябрем ($t_{\phi} = 2,91$, $P < 0,01$). Достоверных различий между маем и июлем не выявлено ($t_{\phi} = 1,17$, $P > 0,05$).

На севере Нижнего Поволжья – в Саратовской области – Г.В. Шляхтин и соавторы (2005), не приводя конкретных цифр, отметили у восточных степных гадюк два пика трофической активности – в мае и августе. По их мнению, первый пик может быть связан с повышением температуры среды и увеличением активности змей после спаривания, а второй – с подготовкой к зимнему периоду. С учетом последнего мнения и наших данных можно предположить, что у степных гадюк в Нижнем Поволжье имеется пик пищевой активности в конце лета – начале осени (август, сентябрь), а в отдельных случаях – возможно, и в конце весны (май).

Данные о составе пищи гадюк из окрестностей Досанга представлены в табл. 3. Согласно этим данным, в мае степные гадюки питались ящерицами и пауками, в июле и сентябре – прямокрылыми насекомыми и ящерицами. Паукообразные в составе питания гадюк из Волжского бассейна отмечены впервые, хотя в других регионах они отмечались и ранее (например: Параскив, 1956).

Обобщая полученные данные с ранее опубликованными данными разных авторов о питании степной гадюки в различных пунктах Волжского бассейна, можно сде-

Состав пищевых объектов в желудках
восточных степных гадюк из окрестностей Досанга в 2009 г.

Пищевые объекты	Время года					
	весна		лето		осень	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
южнорусский тарантул	4	36,4	0	0,0	0	0,0
прямокрылые насекомые	0	0,0	7	87,5	8	57,1
разноцветная ящурка	6	54,5	1	12,5	6	42,9
прыткая ящерица	1	9,1	0	0,0	0	0,0
Всего	11	100,0	8	100,0	14	100,0

лать вывод, что весной основу питания составляют ящерицы или мышевидные грызуны, реже – пауки, а летом и осенью возрастает содержание в рационе прямокрылых насекомых.

Рассмотрена зависимость рациона степной гадюки от ее возраста (размеров). В литературных источниках сообщается, что в Татарстане (Павлов, Бакин, 2001) и Саратовской области (Шляхтин и др., 2005) молодые степные гадюки питаются в основном беспозвоночными животными. Наши данные, полученные в окрестностях Досанга, не подтверждают этого. Например, среди отловленных осенью гадюк с наполненными желудками были четыре молодые особи ($L. = 170\text{--}210$ мм), и в желудках трех из них находились разноцветные ящурки (только в желудке одного – прямокрылое насекомое).

По нашим наблюдениям, родившаяся в неволе молодь степной гадюки Башкирова *V. r. bashkirovi* из Татарстана охотно питается мышами, отказываясь, как правило, от прямокрылых насекомых и ящериц, что соответствует литературным сведениям (Фурман и др., 2011). Молодые гадюки номинативного подвида *V. r. renardi* из Астраханской, Волгоградской, Самарской и Ульяновской областей, напротив, очень редко поедают мышей, предпочитая прямокрылых или ящериц. У нас пока недостаточно данных по взрослым гадюкам из популяций Волжского бассейна для сравнения пищевого предпочтения двух подвидов, но можно отметить, что для 60 половозрелых особей, отловленных в Астраханской области и начавших питаться в условиях террариума, отмечена та же тенденция, что и для ювенильных змей: только две взрослые гадюки отдавали предпочтение мышам, а остальные – прямокрылым или ящерицам.

Глава 6. Термобиологические исследования

6.1. Сравнительная термобиология восточной степной гадюки и ее кормового объекта – разноцветной ящурки – при синтопии

В исследованном районе Левобережья Нижней Волги (Красноярский район Астраханской области, окрестности станции Досанг) обитающие преимущественно на закрепленных песках восточные степные гадюки и разноцветные ящурки представ-

ляют собой наиболее многочисленные виды рептилий. При этом разноцветная ящурка является одним из основных объектов питания восточной степной гадюки. Большинство нор грызунов и ящериц, где укрываются рептилии обоих видов, расположено в основании кустов. Нередко около одного куста обитают и ящурка, и гадюка. Создается впечатление, что подобное синтопическое обитание делает одинаковым использование микроклиматических параметров среды двумя видами пресмыкающихся и обуславливает высокое содержание ящурок в пище гадюк.

Температура тела рептилий изменчива в течение сезона активности. Ее наивысшие средние значения у активных животных, находящихся вне убежищ, приходятся на лето (табл. 4).

Разница между средней температурой тела гадюки и ящурки максимальна в сентябре, составляя 5,3 °С ($t_{\phi} = 2,81$; $P < 0,01$). В мае разница также в высшей степени достоверна – 2,9 °С ($t_{\phi} = 2,81$; $P < 0,01$). Статистически значимых межвидовых различий в июле не выявлено (1,1 °С; $t_{\phi} = 1,85$; $P > 0,05$).

Таблица 4

Температурные характеристики (средняя арифметическая и ее ошибка, °С)
активных рептилий

Вид	Температура	Месяц		
		Май	Июль	Сентябрь
Разноцветная ящурка	тела	32,7±0,73	35,4±0,40	34,4±0,68
	воздуха	32,3±1,05	36,0±0,64	32,5±0,70
	субстрата	34,3±1,20	35,6±0,78	32,0±0,80
Степная гадюка	тела	29,8±0,31	34,3±0,32	29,1±0,58
	воздуха	27,5±0,41	34,5±0,54	26,4±0,70
	субстрата	27,3±0,41	34,6±0,54	26,2±0,70

Температура внешней среды. Данные по сезонным изменениям средних температур внешней среды (приземного слоя воздуха и поверхности субстрата в точке, где замечено животное) для ящурок и гадюк представлены в табл. 4. В течение всего сезона активности температура приземного воздуха, выбираемая разноцветной ящуркой, в среднем выше по сравнению с выбираемой степной гадюкой: в мае – на 4,8 °С ($t_{\phi} = 2,82$; $P < 0,01$), в июле – на 1,5 °С ($t_{\phi} = 2,02$; $P < 0,05$), в сентябре – на 6,1 °С ($t_{\phi} = 2,79$; $P < 0,01$). Для субстрата аналогичные различия составляют 7,0 °С ($t_{\phi} = 2,61$; $P < 0,05$), 1,0 °С ($t_{\phi} = 0,98$; $P > 0,05$) и 5,8 °С ($t_{\phi} = 2,09$; $P < 0,05$) соответственно.

Меньшая, по сравнению с весной и осенью, межвидовая разница средних температур тела и внешней среды отмечена летом. Весной, когда температура еще сравнительно невысока, животные занимаются поиском половых партнеров, что требует увеличения площади индивидуальной территории, а точнее, выход за ее пределы. Осень сопряжена со снижением внешних температур и необходимостью усиленного

питания перед зимовкой при некотором увеличении двигательной активности, расширяющем индивидуальную территорию по сравнению с летней территорией. Удаляясь от своих нор, ящурки весной и осенью придерживаются более прогретых микробиотопов, чем гадюки. Июльская жара сужает границы индивидуальной территории и ограничивает пребывание обоих видов в активном состоянии утренними и вечерними часами. В июле оба вида рептилий используют одинаковые микробиотопы, располагаясь преимущественно в тени кустарника, у основания которого находится вход в нору-убежище, что и объясняет снижение межвидовых различий температур тела и внешней среды в этот период.

6.2. Термобиология восточной степной гадюки в двух популяциях

В 2009–2010 гг. совместно Н.А. Литвиновым нами был собран материал по термобиологии степной гадюки *V. renardi* в двух популяциях: популяции *V. r. renardi* из окрестностей станции Досанг (Левобережье Нижней Волги, Красноярский район Астраханской области) и популяции *V. r. bashkirovi* с острова Спасский (Спасский район Республики Татарстан). При этом материал в Татарстане собирали в мае 2010 г., а в Астраханской области – в мае, июле и сентябре 2009 г. Была получена информация о температуре тела (в пищеводе) 168 особей степной гадюки. В месте обнаружения каждого животного регистрировали температуру субстрата и температуру приземного слоя воздуха.

В двух популяциях, представляющих северную и южную часть ареала *V. renardi* в пределах Волжского бассейна, не обнаружено достоверных различий по средней температуре в пищеводе, а также по средним температурам воздуха и субстрата, предпочитаемым гадюками.

Н.А. Литвинов и С.В. Ганцук (2010) указывали на существенные отличия в значениях индекса термоадаптации (*It*) этих двух популяций степной гадюки, приводя следующие значения *It*: $1,49 \pm 0,05$ для «спасской» популяции и $1,08 \pm 0,02$ для «астраханской» популяции. Индекс термоадаптации – это отношение температуры тела животного к полусумме внешних температур: субстрата и приземного воздуха (Литвинов и др., 2006; Четанов, 2007). Однако, по нашим данным 2009–2010 гг., значения этого индекса не различаются и равны $1,09 \pm 0,012$ для «астраханской» и $1,09 \pm 0,028$ для «спасской» популяции. Можно предположить, что такое сходство обусловлено аномальной жарой 2010 г., когда мы собирали материал в Татарстане. Индекс термоадаптации сильно зависит от погодных условий и от времени отлова. Согласно определению, приведенному в «Биологическом энциклопедическом словаре» (1995), адаптация – это «совокупность... особенностей данного биологического вида, обеспечивающая возможность специфического образа жизни в определенных условиях внешней среды». Следовательно, индекс термоадаптации должен отражать не различия в абиотических условиях биотопов, а особенности реакции организма. Для того, чтобы отчасти нивелировать такие изменения индекса, необходимо проводить непре-

рывный отлов и исследование гадюк с самого начала и до конца их суточной активности во всех исследуемых популяциях, что практически представляется невозможным. Гораздо более показательным было бы использование этого индекса в одинаковых температурных условиях, что совершенно невозможно при сборе полевого материала. По-видимому, использование индекса термоадаптации для выявления межпопуляционных различий целесообразно только при сравнении данных, полученных в стандартизированных условиях лабораторного эксперимента.

Глава 7. Свойства яда

7.1. Сравнение свойств ядов восточной степной и обыкновенной гадюк

Для сравнения состава и свойств ядов гадюк, обитающих на территории Волжского бассейна, были собраны и проанализированы все имеющиеся индивидуальные образцы ядов степной и обыкновенной гадюк, полученные нами за период 2008–2009 гг. Во всех образцах была измерена активность протеазы, в большинстве – активность оксидазы *L*-аминокислот. Для двух образцов яда восточной степной гадюки, трех образцов яда обыкновенной гадюки и девяти образцов, полученных от предполагаемых гибридов *V. renardi* и *V. berus* были получены электрофореграммы. На примере яда гадюк из астраханской популяции были получены данные о токсичности ядовитого секрета *V. renardi*. Для определения токсичности яда *V. berus*, были использованы образцы яда гадюк из Мордовии, Чувашии (в экспериментах на мышах) и Самарской области (в экспериментах на сверчках).

Токсичность. Ядовитые железы змей эволюционировали для наилучшего приспособления к иммобилизации добычи, следовательно, состав яда должен быть генетически детерминирован и адаптирован к тем типам добычи, которые составляют основу рациона данного вида.

В.Г. Старков и соавторы (Starkov et al., 2007) отмечают, что насекомые для новорожденных *Vipera renardi* являются добычей, инициирующей инстинкт хищника. Сравнивая токсичность ядов семи видов гадюк из подрода *Pelias* для банановых сверчков *Gryllus assimilis*, они заметили, что наибольшей токсичностью обладают яды видов, в естественном рационе которых преобладают насекомые, т.е. змей с выраженной энтомофагией. Обыкновенная гадюка *Vipera berus*, также относимая к *Pelias*, в природе насекомыми не питается, и ее яд для сверчков наименее токсичен. Различий в токсичности яда степной и обыкновенной гадюк для мышей эти авторы, ссылаясь на литературные источники, не отмечают, однако наши данные доказывают обратное.

Эксперименты по токсикометрии, проведенные нами на белых лабораторных мышах (использовали подкожные инъекции яда) показали, что яд степной гадюки для мышей менее токсичен – среднесмертельная доза, ЛД₅₀ составляет 9,79±0,95 мкг / кг, в то время как ЛД₅₀ яда обыкновенной гадюки варьирует от 2,97±0,67 в Мордовии до 4,72±1,09 в Чувашии (Маленев и др., 2007). Это вполне соответствует положению,

согласно которому токсичность яда змеи по отношению к тому или иному виду должна отражать долю данного типа животных в её естественном рационе. Действительно, доля мышевидных грызунов в питании степной гадюки, как правило, ниже, чем в рационе обыкновенной гадюки.

Старков с соавторами (Starkov et al., 2007) проводили эксперименты по определению токсичности ядов гадюк *V. renardi* и *V. berus* на банановых сверчках. По истечении 24 часов с момента введения раствора яда испытуемой группе сверчков, авторы статьи получили следующие результаты: ЛД₅₀ яда степной гадюки составила 19,3 мкг/кг, а ЛД₅₀ яда обыкновенной гадюки – 81,9 мкг/кг. Мы провели аналогичную серию экспериментов по определению токсичности ядов *V. r. renardi*, *V. r. bashkirovi* и *V. berus*. Результаты токсикомерии ядов приведены на рис. 1.

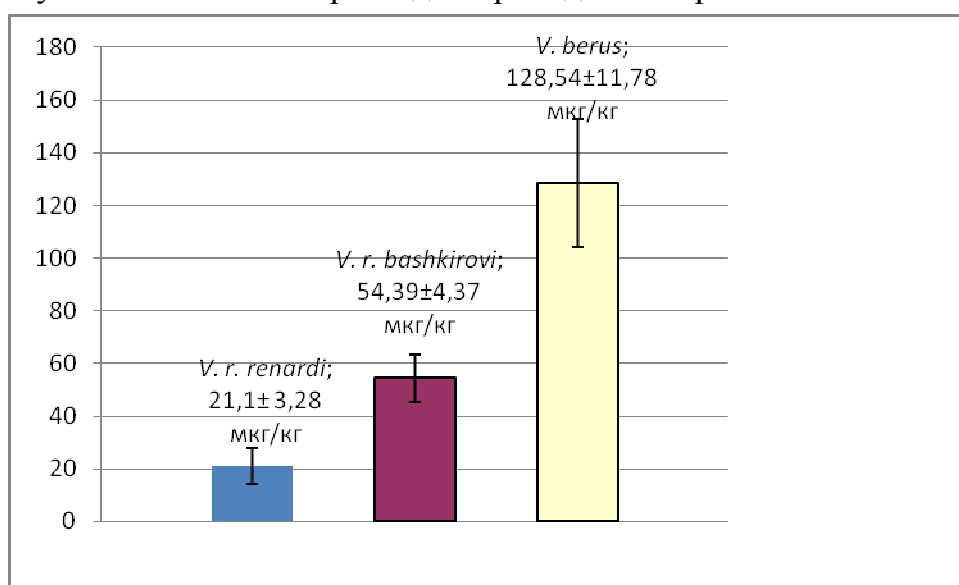


Рис. 1. Среднесмертельная доза (ЛД₅₀) ядов *V. r. renardi*, *V. r. bashkirovi* и *V. berus* для банановых сверчков *Gryllus assimilis*

Полученные нами значения ЛД₅₀ ядов *V. r. renardi* и *V. berus* близки к приведенными Старковым и соавторами (Starkov et al., 2007). Промежуточное значение ЛД₅₀ яда гадюки Башкирова может косвенно указывать на меньшую роль прямокрылых в питании этого подвида степной гадюки, а также на большую филогенетическую близость подвида *V. r. bashkirovi* к *V. berus* по сравнению с номинативным подвидом *V. r. renardi*.

Активность ферментов яда. Минимальные и максимальные значения активности ферментов ядовитого секрета гадюк Волжского бассейна представлены в табл. 5.

Согласно данным табл. 5, активность протеолитических ферментов в яде степной гадюки значительно выше аналогичных данных, полученных нами для яда обыкновенной гадюки. Значения протеолитической активности у двух видов даже не перекрываются. Активность оксидазы L-аминокислот в ядах обыкновенной и степной гадюк варьирует в широких пределах, снижаясь в отдельных образцах до нуля. При

этом размах вариации значений активности этого фермента в яде обыкновенной гадюки в 2,2 раза больше, чем в яде степной гадюки.

Таблица 5

Активность протеолитических ферментов и оксидазы *L*-аминокислот в ядах гадюк, обитающих в Волжском бассейне

Вид	Активность протеолитических ферментов		Активность оксидазы <i>L</i> -аминокислот	
	<i>N</i>	<i>lim</i> , мкг тирозина/мг белка·мин	<i>n</i>	<i>lim</i> , Е/мг белка·мин
<i>Vipera berus</i>	149	6,0–34,0	97	0,0–47,3
<i>Vipera renardi</i>	70	56,3–122,6	70	0,0–21,2

Мы не включили в табл. 5 данные об активности протеолитических ферментов в яде естественных гибридов между восточной степной гадюкой и обыкновенной гадюкой. В 2008 г. в Спасском районе Республики Татарстан выявлено синтопическое обитание *V. renardi* и *V. berus* (Pavlov et al., 2010). Позже с помощью морфологических методов и анализа последовательностей ДНК доказана происходящая здесь естественная межвидовая гибридизация восточной степной и обыкновенной гадюк (Павлов и др., 2011).

Параллельно с исследованиями наших соавторов (Павлов и др., 2011) мы изучили свойства яда двух самок, отловленных в зоне гибридизации, и их потомства. Протеолитическая активность яда у светлой самки оказалась выше, чем у черной (67,7 и 41,6 мкг тирозина/мг белка в мин соответственно). Первое значение более характерно для восточной степной гадюки, а второе – для обыкновенной. Как видно из табл. 6, в потомстве обеих самок часть змей имеет протеолитическую активность яда, характерную для *V. renardi*, а часть – для *V. berus*.

Таблица 6

Протеолитическая активность яда гадюк из потомства светлой и черной самок

Потомство	Пол	Протеолитическая активность (мкг тирозина/мг белка в мин)
Светлой самки	♂	83,1
	♂	61,8
	♂	57,7
	♂	34,1
	♀	60,5
	♀	33,3
	♀	11,9
Черной самки	♂	72,8
	♂	21,7
	♀	59,2

Пептидный состав яда. Нами было проведено электрофоретическое разделение образцов ядовитого секрета двух подвидов степной гадюки (*V. r. renardi* и *V. r. bashkirovi*) и двух подвидов обыкновенной гадюки *Vipera berus* (*V. b. berus* и *V. b. nikolskii*) (рис. 2).

Как видно на электрофореграмме, пептидный состав яда у обыкновенной и степной гадюк значительно различается. Пептиды с молекулярными весами 20,9 кДа, 28,5 кДа, 46,0 кДа, 51,0 кДа, 71,9 кДа присутствуют в яде степной и отсутствуют (или имеются в остаточных количествах) в яде обыкновенной гадюки. Пептиды массой 17,7 и 38,0 кДа хорошо заметны только в яде степной гадюки номинативного подвида *V. r. renardi* и отсутствуют в яде гадюки Башкирова.

Функциональная значимость отмеченных пептидов не ясна. На данном этапе исследования ядовитого секрета степной гадюки можно лишь предположить, что некоторые пептиды и их комплексы, специфичные для яда степной гадюки, могут быть составляющими особых токсинов, ответственных за способность данного вида к энтомофагии.

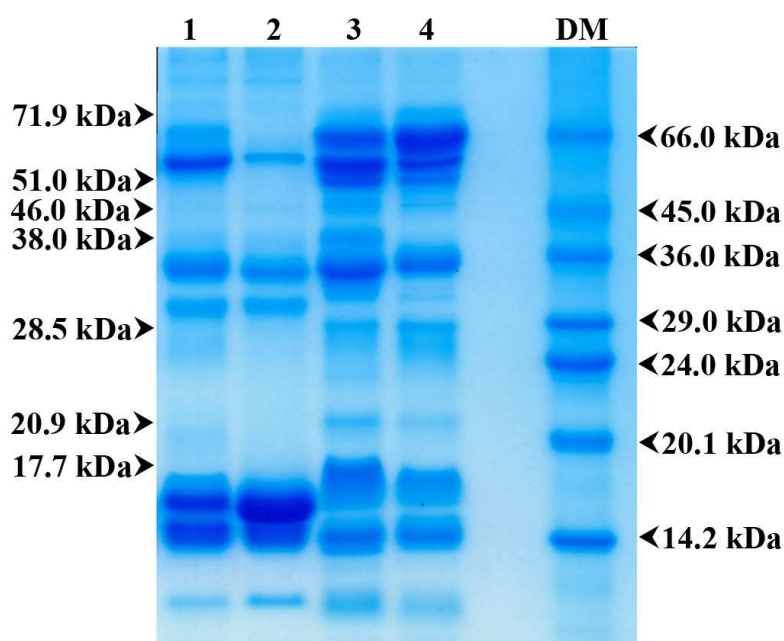


Рис. 2. Картина электрофоретического разделения пептидов ядовитого секрета обыкновенной и степной гадюк: 1 – обыкновенная гадюка (номинативный подвид) *Vipera berus berus*, 2 – гадюка Никольского *V. b. nikolskii*, 3 – номинативный подвид восточной степной гадюки *V. renardi renardi*, 4 – гадюка Башкирова *V. r. bashkirovi*; DM – смесь маркерных белков

Обратимся к гибридам степной и обыкновенной гадюк из Спасского района Татарстана. Представленные на электрофореграмме (рис. 3) образцы под номерами 2–6 (образцы яда светлой самки и четырех детенышей из ее потомства) имеют пептидный состав, характерный для *V. renardi*, а образцы под номерами 7–10 (образцы яда черной самки, новорожденной особи из потомства черной и двух новорожденных

из потомства светлой самки) – для *V. berus*. Таким образом, в потомстве светлой самки одни особи продуцируют секрет с типичным пептидным составом яда обыкновенной гадюки, другие – восточной степной гадюки. Для сравнения использован образец яда *V. r. renardi* с типовой территории (№1), и образец яда *V. berus* из Нижегородской области(№11).

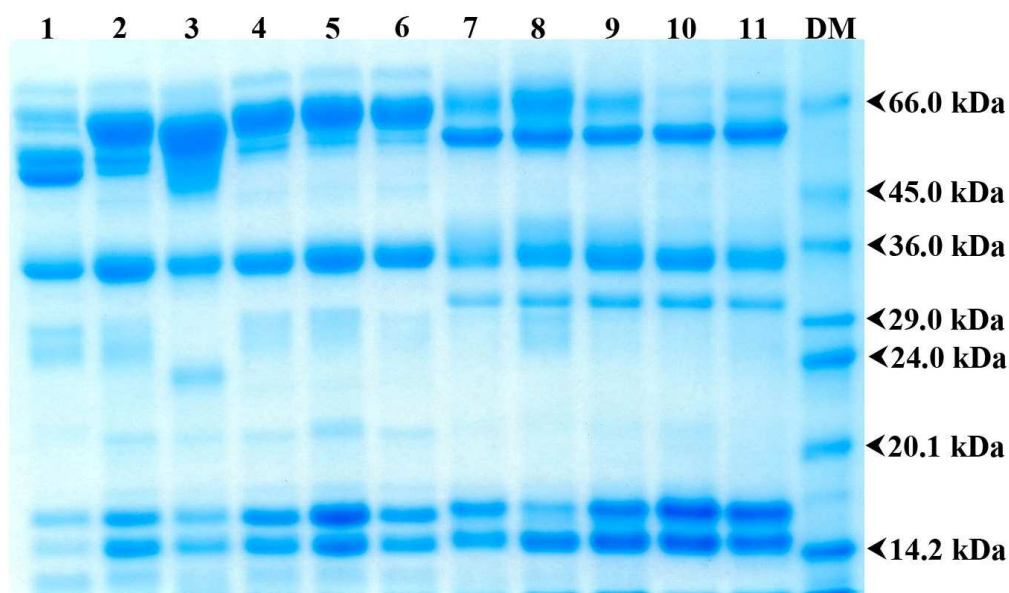


Рис. 3. Картина электрофоретического разделения пептидов ядовитого секрета гадюк: 1 – *V. renardi* из Волгоградской области; 3 – светлая самка из Татарстана; 7 – черная самка из Татарстана; 2, 4–6, 9, 10 – потомство светлой самки; 8 – потомство черной самки; 11 – *V. berus* из Нижегородской области; DM – смесь маркерных белков

7.2. Межпопуляционное сравнение свойств яда восточной степной гадюки

Активность ферментов яда. Изучали активность двух ферментов (протеазы и оксидазы *L*-аминокислот) в яде восточной степной гадюки из разных популяций Волжского бассейна. Никаких закономерных изменений активности протеолитических ферментов в настоящей работе выявить не удалось. Активность оксидазы *L*-аминокислот в яде гадюк из рассматриваемых популяций с территории Волжского бассейна имеет максимальные значения в северной части, в южном направлении резко снижается до нулевых значений и далее постепенно возрастает.

Пептидный состав яда. Между популяциями степной гадюки в пределах Волжского бассейна наблюдаются различия пептидного состава яда по фракциям с молекулярной массой 11,4 кДа, 17,7 кДа, 26,6 кДа, 38,0 кДа, 56,3 кДа, 71,9 кДа. Остальные пептиды являются общими для всех образцов, но присутствуют в них в разных количествах, иногда различающихся значительно.

7.3. Внутрипопуляционное сравнение свойств яда восточной степной гадюки

Активность ферментов яда. Статистически значимых различий средних значений активности протеаз и оксидазы *L*-аминокислот между самцами и самками в популяции из окрестностей Досанга выявить не удалось.

Полипептидный состав яда. Картина электрофоретического разделения образцов яда показала однородность пептидного состава яда в популяции из окрестностей Досанга. Однако среднее содержание пептида молекулярной массой 71,9 кДа выше в яде самцов: между самцами и самками наблюдаются статистически значимые отличия на 5%-ном уровне значимости ($t_{\phi} = 3,13$).

ВЫВОДЫ

1. Дополнены внешнеморфологические различительные признаки восточной степной *Vipera renardi* и обыкновенной *V. berus* гадюк, населяющих Волжский бассейн. Эти виды имеют неперекрывающиеся диапазоны трех среднепопуляционных признаков: количество пар подхвостовых щитков (*S. cd.*), интеркантальных щитков (*Ic.*) и лореальных чешуй (*Lor.*). Из диагностических признаков подвида *V. r. bashkirovi* следует исключить количество брюшных щитков (*Ventr.*).

2. Картированы современные места находок степных гадюк в Волжском бассейне и составлен кадастр к ним. Северная граница восточной степной гадюки в Волжском бассейне находится в пределах изолиний средней месячной температуры июля +18,5...+20,0°C. Уточнена зона симпатрии *V. renardi* и *V. berus*.

3. Весной основу питания восточной степной гадюки в регионе составляют ящерицы или мышевидные грызуны, реже – пауки, а летом и осенью возрастает содержание в пище прямокрылых насекомых. В южных популяциях гадюки потребляют меньше млекопитающих, больше – ящериц и беспозвоночных. В питании молоди преобладают насекомые или ящерицы.

4. Степная гадюка по сравнению с ее кормовым объектом – разноцветной ящуркой – менее термофильна. На примере восточной степной гадюки отмечены недостатки использования индекса термоадаптации (*It*) при анализе результатов полевых исследований межпопуляционных особенностей одного и того же вида. Предложено использование данного индекса для выявления различий между популяциями в условиях стандартизированных лабораторных исследований.

5. Яд степной гадюки по сравнению с ядом обыкновенной гадюки менее токсичен для мышей и более токсичен для сверчков. У *V. renardi* он имеет более высокие значения протеолитической активности и отличается от яда *V. berus* по пептидному составу. Свойства яда (протеолитическая активность, пептидный состав) межвидовых гибридов восточной степной и обыкновенной гадюк сильно различаются: одни особи продуцируют ядовитый секрет типичный для *V. renardi*, другие – для *V. berus*.

Список работ Ширяевой И.В. (Шуршиной И.В.) по теме диссертации

В рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Маленев А.Л., Бакиев А.Г., Зайцева О.В., **Шуршина И.В.** Токсичность яда обыкновенных гадюк из различных пунктов ареала // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2007. Т. 9, № 1. С. 259–261.

2. Маленев А.Л., Бакиев А.Г., Зайцева О.В., **Шуршина И.В.**, Зиненко А.И. Протеолитическая активность яда обыкновенных гадюк из некоторых популяций России и Украины // Изв. Самар. НЦ РАН. 2007. – Т. 9, № 4. – С. 1056–1060.

3. **Шуршина И.В.**, Маленев А.Л. Ферментативные активности ядовитого секрета восточной степной гадюки *Vipera renardi* с территории Волжского бассейна // Аграрная Россия. – 2009. – Спец. вып. – С. 73–74.

4. Бакиев А.Г., Литвинов Н.А., **Шуршина И.В.** О питании восточной степной гадюки *Vipera renardi* (Christoph, 1861) в Волжском бассейне // Современная герпетология. – 2010. – Т. 10, вып. 1/2. – С. 54–56.

5. Литвинов Н.А., Бакиев А.Г., Ганцук С.В., **Шуршина И.В.** Сравнительная термобиология разноцветной ящурки и восточной степной гадюки при синтопии // Современная герпетология. – 2011. – Т. 11, вып. 1/2. – С. 61–63.

6. Павлов А.В., Зиненко А.И., Йогер У., Штумпель Н., Петрова И.В., Маленев А.Л., Зайцева О.В., **Шуршина И.В.**, Бакиев А.Г. Естественная гибридизация гадюк восточной степной *Vipera renardi* и обыкновенной *V. berus* // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2011. – Т. 13, № 5. – С. 172–178.

Статьи в других научных изданиях:

7. 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 токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 9. – Тольятти, 2006. – С. 118–122.

8. 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 токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 9. – Тольятти, 2006. – С. 123–126.

9. 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 токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 10. – Тольятти, 2007. – С. 94–100.

10. Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Павлов А.В., **Шуршина И.В.**, Маленев А.Л. Восточная степная гадюка *Vipera renardi* (Reptilia, Viperidae) в Волжском бассейне: материалы по биологии, экологии и токсинологии // Бюл. «Самарская Лука». – 2008. – Т. 17, № 4(26). – С. 817–845.

11. Бакиев А.Г., **Шуршина И.В.**, Зайцева О.В., Поклонцева А.А. Змеи в коллекции Института экологии Волжского бассейна РАН // Бюл. «Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии». – 2009. – Т. 18, № 1. – С. 31–41.

12. Бакиев А.Г., Епланова Г.В., Горелов Р.А., **Шуришина И.В.** Таксономический состав пресмыкающихся Национального парка «Хвалынский» // Науч. тр. НП «Хвалынский». Вып. 2. – Саратов: Изд-во СГТУ, 2010. – С. 3–6.

Статьи и тезисы в сборниках материалов научных конференций:

13. Зайцева О.В., **Шуришина И.В.**, Маленев А.Л., Бакиев А.Г. Ферментативные активности яда обыкновенной гадюки из двух популяций Среднего Поволжья // Материалы науч. конф. «Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики». – Тольятти: ВУиТ, 2007. – С. 98–103.

14. **Шуришина И.В.** Изучение внутривидовой изменчивости свойств яда восточной степной гадюки *Vipera renardi* в Волжском бассейне // Экологический сборник 2: Тр. молодых ученых Поволжья. – Тольятти: ИЭВБ РАН; «Кассандра», 2009. – С. 208–213.

15. **Шуришина И.В.**, Маленев А.Л., Бакиев А.Г. Сравнение активности ферментов яда обыкновенной и степной гадюк, обитающих в Волжском бассейне // Материалы II междунар. конф. «Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных». – Саранск, 2009. – С. 167–169.

16. **Шуришина И.В.**, Поклонцева А.А. К вопросу о линьке восточной степной гадюки // Материалы VI междунар. науч.-практ. конф. «Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики» / Актуальные проблемы экологии и охраны окружающей среды. – Тольятти: ВУиТ, 2009. – С. 161–164.

17. Pavlov A., Petrova I., Malenyov A., Bakiev A., **Shurshina I.** First data on the syntopic habitat of steppe viper (*Vipera renardi*) and adder (*Vipera berus*) and chance for their hybridization // 3rd Biology of the Vipers Conf. Calci (Pisa, Italy): Abstr. Book. – Pisa: Museum Natural History and Territory, Univ. of Pisa, Italy, 2010. – P. 50–51.

18. **Шуришина И.В.** Изменчивость некоторых признаков фоллидоза восточной степной гадюки *Vipera renardi* в Поволжье // Материалы науч. конф. «Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики». – Тольятти: ВУиТ, 2010. – С. 202–207.

19. **Шуришина И.В.** Гадюки комплекса «*ursinii*» в Тульском экзотариуме // Экологический сборник 3: Труды молодых ученых Поволжья. – Тольятти: ИЭВБ РАН; «Кассандра», 2011. – С. 267–270.

20. **Шуришина И.В.**, Маленев А.Л., Зайцева О.В., Бакиев А.Г. Сравнительный анализ свойств ядов гадюк Волжского бассейна // Вопросы герпетологии. Материалы IV съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. – СПб.: Русская коллекция, 2011. – С. 315–318.

21. **Шуришина И.В.** Характеристика морфологических признаков и свойств яда восточной степной гадюки *Vipera renardi* (Christoph, 1861) из левобережья Астраханской области // Материалы науч. конф. «Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики». – Тольятти: ВУиТ, 2011. – С. 234–239.

Монография:

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