

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

**ГАДЮКИ
(Reptilia: Serpentes: Viperidae: *Vipera*)
ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА**

Часть 1

**Тольятти
2015**

Гадюки (Reptilia: Serpentes: Viperidae: Vipera) Волжского бассейна. Часть 1
/ А.Г. Бакиев, В.И. Гаранин, Д.Б. Гелашвили, Р.А. Горелов, И.В. Доронин, О.В. Зайцева, А.И. Зиненко, А.А. Клёнина, Т.Н. Макарова, А.Л. Маленёв, А.В. Павлов, И.В. Петрова, В.Ю. Ратников, В.Г. Старков, И.В. Ширяева, Р.Х. Юсупов, Т.И. Яковлева – **Тольятти: Кассандра, 2015– 234 с.**

В монографии дан обзор литературных и оригинальных данных о гадюковых змеях рода *Vipera*, обитающих в речном бассейне Волги.

В первой части приведены сведения об истории изучения (глава 1) и истории формирования фауны гадюк региона (глава 2). В видовых очерках (глава 3) сведены данные о морфологии, систематике, распространении, стадиях и обилии, сезонной и суточной активности, размножении, линьке, продолжительности жизни и питании гадюк обыкновенной *V. berus* (гадюка Никольского рассматривается как подвид обыкновенной гадюки – *V. b. nikolskii*) и восточной степной *V. renardi*. Глава 4 посвящена системе крови, глава 5 – токсинологической характеристике ядовитого секрета этих змей.

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

Редактор: к.б.н. А.Г. Бакиев.

Рецензенты: к.б.н. Н.М. Акуленко, д.б.н. А.В. Коросов, О.В. Кукушкин, к.б.н. С.В. Островских, д.б.н. Е.Б. Романова, д.б.н. А.Б. Ручин.

ВВЕДЕНИЕ

Цель, которую поставил перед собой авторский коллектив настоящей монографии, – обзор опубликованных и оригинальных данных о гадюках, населяющих бассейн реки Волги. Работа над монографией, к сожалению, затянулась. В первой ее части представлены подготовленные авторами материалы, которые не вызвали особых нареканий рецензентов; во второй части планируется публикация остальных материалов, часть из которых находится сейчас в процессе переработки.

Занимаемая Волжским бассейном площадь, т.е. площадь водосбора и стока крупнейшей в Европе реки – Волги – оценивается в 1360 тыс. км², что составляет 62% европейской части и 8% всей России, почти 13% Европы (Розенберг, Краснощеков, 1996; рис. 1). Как пишет Г.С. Розенберг (2009), к Волжскому бассейну относятся полностью или частично 41 административная единица: 38 областей и республик России, г. Москва и две области Казахстана. К бассейну Нижней Волги можно отнести, по естественно-историческим причинам, еще и ряд других прилегающих территорий, относящихся к Калмыкии (кроме юго-запада республики), востоку Астраханской и Волгоградской областей Российской Федерации, западу Атырауской и Западно-Казахстанской областей Казахстана; за счет чего Волжский бассейн возрастает в общей площади до 1380 тыс. км². Последней точки зрения, которая отражена, например, в «Краткой географической энциклопедии» (1960) (рис. 2), мы и будем придерживаться, добавив сюда бассейн Камыш-Самарских озер, хотя тот в последнее историческое время более тяготеет к Уральскому речному бассейну. По нашей позиции, географические координаты Волжского бассейна в широком герпетологическом понимании лежат между 44° и 63° с.ш., 32° и 61° в.д. (рис. 3).

Необходимо отметить, что согласно часто цитируемому «Атласу пресмыкающихся Северной Евразии» (Ананьева и др., 2004), Волжский бассейн населяют три вида гадюковых змей рода *Vipera*, включая гадюку Никольского, или лесостепную гадюку *V. nikolskii* Vedmederĵa, Grubant et Rudaeva, 1986. В настоящей монографии принимаются как самостоятельные виды два из них (гадюка Никольского рассматривается как подвид обыкновенной гадюки): обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) и восточная степная гадюка, или гадюка Ренара *V. renardi* (Christoph, 1861). В качестве русского синонима названия последней мы иногда используем «ренарову гадюку» (общепринятая аналогия – «ренарово общество»). Полагаем, что в этом случае не нарушаются никакие языковые правила.

В некоторых публикациях (например: Двигубский, 1832; Ведмедеря, 1985; Туниев и др., 2009; Дунаев, Орлова, 2012) данные виды относятся к роду щиткоголовых гадюк *Pelias* Merrem, 1820. В настоящей монографии мы признаем таксон *Pelias* подродом.

Для избежания неоднозначного толкования ряда используемых нами сокращений поясним, что приведенные ниже условные обозначения расшифровываются следующим образом: n – объем выборочной совокупности; $min-max$ – границы вариации признака, т.е. его минимальная и максимальная варианты; $M \pm m$ – средняя арифметическая из суммы всех вариантов выборки и ошибка выборочной средней; $CV \pm S_{CV}$ – коэффициент вариации и его ошибка; t_{ϕ} – фактические значения t -критерия Стьюдента; P – уровень доверительной вероятности; F – F -критерий (дисперсионное отношение Фишера); L – длина тела без хвоста, или длина туловища с головой (длина тела выпрямленного животного от кончика морды до переднего края клоакального отверстия); $L.cd.$ – длина хвоста от переднего края клоакального отверстия до кончика хвоста; $L.cap.$ – длина головы от кончика морды до заднего края последнего верхнегубного щитка; $Lt.cap.$ – наибольшая ширина головы; $L.pil.$ – длина пилеуса от кончика морды до заднего края последнего верхнегубного щитка; rl – расстояние от переднего края глаза до кончика морды; $h_2 Lab.$ – высота второго верхнегубного щитка; $h_3 Lab.$ – высота третьего верхнегубного щитка; $h n.r.$ – высота носомежчелюстного щитка; $h nas.$ – высота носового щитка; $L.nas.$ – длина носового щитка;

L.n.r. – наибольшая ширина носомежчелюстного щитка; *L.fr.* – длина лобного щитка; *Lt.fr.* – наибольшая ширина лобного щитка; *L.ap.* – длина апикального щитка (апикальной чешуйки); *Lt. ap.* – ширина апикального щитка (апикальной чешуйки); *L.par.* – длина теменного щитка; *D.fr.ros.* – расстояние от переднего края лобного щитка до межчелюстного; *G.* – количество горловых чешуй; *Sq.* – количество чешуй вокруг середины тела (без хвоста), не считая брюшных; *Ventr.* – количество брюшных щитков от первого вытянутого поперек щитка на горле до анального щитка, не считая последнего; *A.* – анальный щиток: цельный (1) или разделенный (1/1); *Scd.* – количество пар подхвостовых щитков, не считая анального; *Lab.* – количество верхнегубных щитков на одной стороне тела; *S.lab.* – количество нижнегубных щитков на одной стороне тела; *Pr.oc.* – количество предглазничных щитков; *Postoc.* – количество заглазничных щитков; *C.oc.* – количество мелких щитков вокруг глаза, не считая надглазничного; *S.oc.* – количество рядов подглазничных чешуй (полный ряд чешуй принимался как равный 1,0, а неполный как равный 0,5); *Lor.* – количество скуловых щитков; *Ic.* – количество интерканталных чешуй; *Pf.* – количество парафронтальных щитков; *C.par.* – количество чешуй, прилегающих к задним и боковым краям теменных щитков; *ZW* – количество изгибов дорсомедиальной полосы.

Авторы первой части монографии благодарят за консультации, участие в наших экспедициях, предоставленные фотоматериалы и другую помощь: Н.Б. Ананьеву (Санкт-Петербург), А.С. Аюпова (Казань), Г.И. Бакиева (Самара), А.М. Балтушко (Самара), А.М. Белавина (Пермь), В.В. Боброва (Москва), О.Е. Большакову (Самара), Л.Я. Боркина (Санкт-Петербург), М.П. Бортникова (Самара), С.П. Булычева (пос. Досанг Красноярского района Астраханской области), В.П. Вехника (Жигулевск), С.В. Ганщук (Пермь), А.В. Голубева (Казахстан, Уральск), Д.А. Гордеева (Волгоград), А.Е. Губернаторова (Жигулевск), И.Б. Доценко (Украина, Киев), И.А. Евланова (Тольятти), Г.В. Епланову (Тольятти), О.А. Ермакова (Пенза), С.В. Ермакова (с. Апалиха Хвалынского района Саратовской области), А.Ю. Есипёнка (Нижний Новгород), М.К. Ждокову (Элиста), У. Йогера (Германия, Брауншвейг), Э.И. Кайбелеву (Саратов), О.Г. Калмыкову (Оренбург), А.Н. Капустина (с. Нижняя Добринка Камышинского района Волгоградской области), А.А. Кириллова (Тольятти), Н.Ю. Кириллову (Тольятти), А.К. Колесникова (Пермь), А.Е. Кузовенко (Самара), Ю.П. Краснобаева (Жигулевск), В.А. Кривошеева (Ульяновск), О.В. Кузьмину (пос. Партизанский Бузулукского района Оренбургской области), Я. Кучеру (Чехия, Брно), Г.А. Ладу (Тамбов), Н.А. Литвинова (Пермь), О.В. Мазину (Камышин), В.В. Махину (с. Нижняя Добринка Камышинского района Волгоградской области), К.Д. Мильто (Санкт-Петербург), М.В. Мирутенко (Москва), Н.А. Наумкину (Казань), О.Л. Носкову (Москва), И.С. Павлова (Самара), П.В. Павлова (Санкт-Петербург), С.И. Павлова (Самара), А.Н. Пескова (Канада, Сент-Катаринс), М.В. Пестова (Нижний Новгород), Д.Н. Ползикова (Вологда), С.К. Прилипко (Волгоград), Г.С. Розенберга (Тольятти), М.К. Рыжова (пос. Комсомольский Чамзинского района Мордовии), В.А. Савинова (Хвалынский), С.В. Саксонова (Тольятти), Д.В. Семенова (Москва), Л.А. Серову (Хвалынский), Е.И. Соломайкина (Нижний Новгород), Ф.М. Соколину (Казань), А.С. Соколова (Самара), А.С. Соколова (Тамбов), Е.Е. Соколова (Тольятти), Сулейманову Г.Ф. (Хвалынский), А.К. Сытина (Санкт-Петербург), В.Г. Табачишина (Саратов), Е.Э. Ткаченко (Астрахань), М.В. Ушакова (Воронеж), М.М. Ушакову (Нижний Новгород), А.И. Файзулина (Тольятти), В.Ф. Хабибуллина (Уфа), И.З. Хайрутдинова (Казань), М.А. Храмову (Самара), Н.А. Четанова (Пермь), А.А. Чибилёва (Оренбург), И.В. Чихляева (Тольятти), А.Г. Яковлева (Уфа).

Особую признательность выражаем нашим рецензентам: Н.М. Акуленко (Украина, Киев), А.В. Коросову (Петрозаводск), О.В. Кукушкину (Феодосия), С.В. Островских (Краснодар), Е.Б. Романовой (Нижний Новгород), А.Б. Ручину (Саранск).



Рис. 1. Административное деление территории Волжского бассейна (по: Розенберг, Краснощеков, 1996; с учетом последних изменений названий административных единиц)

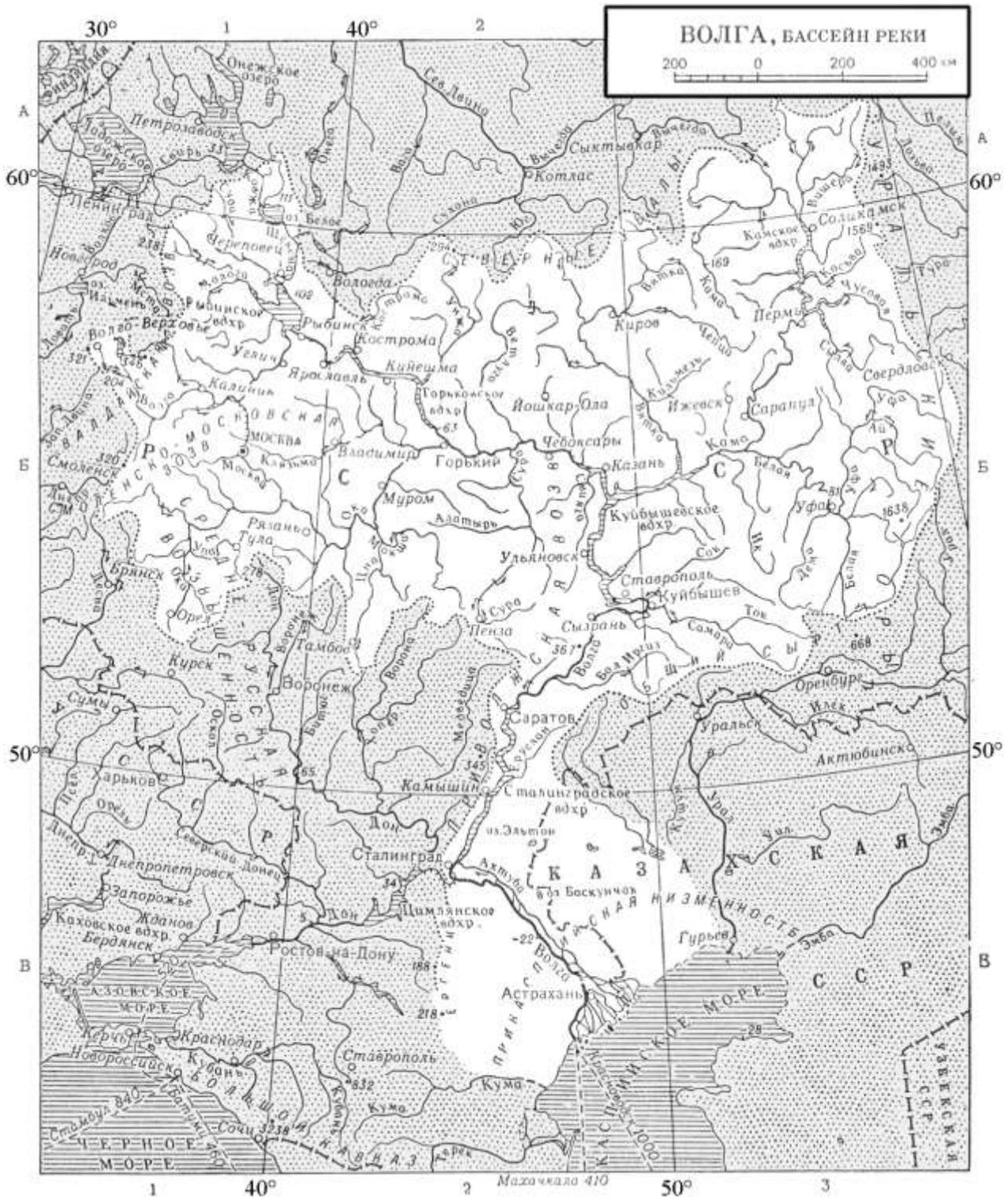


Рис. 2. Бассейн Волги (из: Краткая географическая энциклопедия, 1960, с. 361)

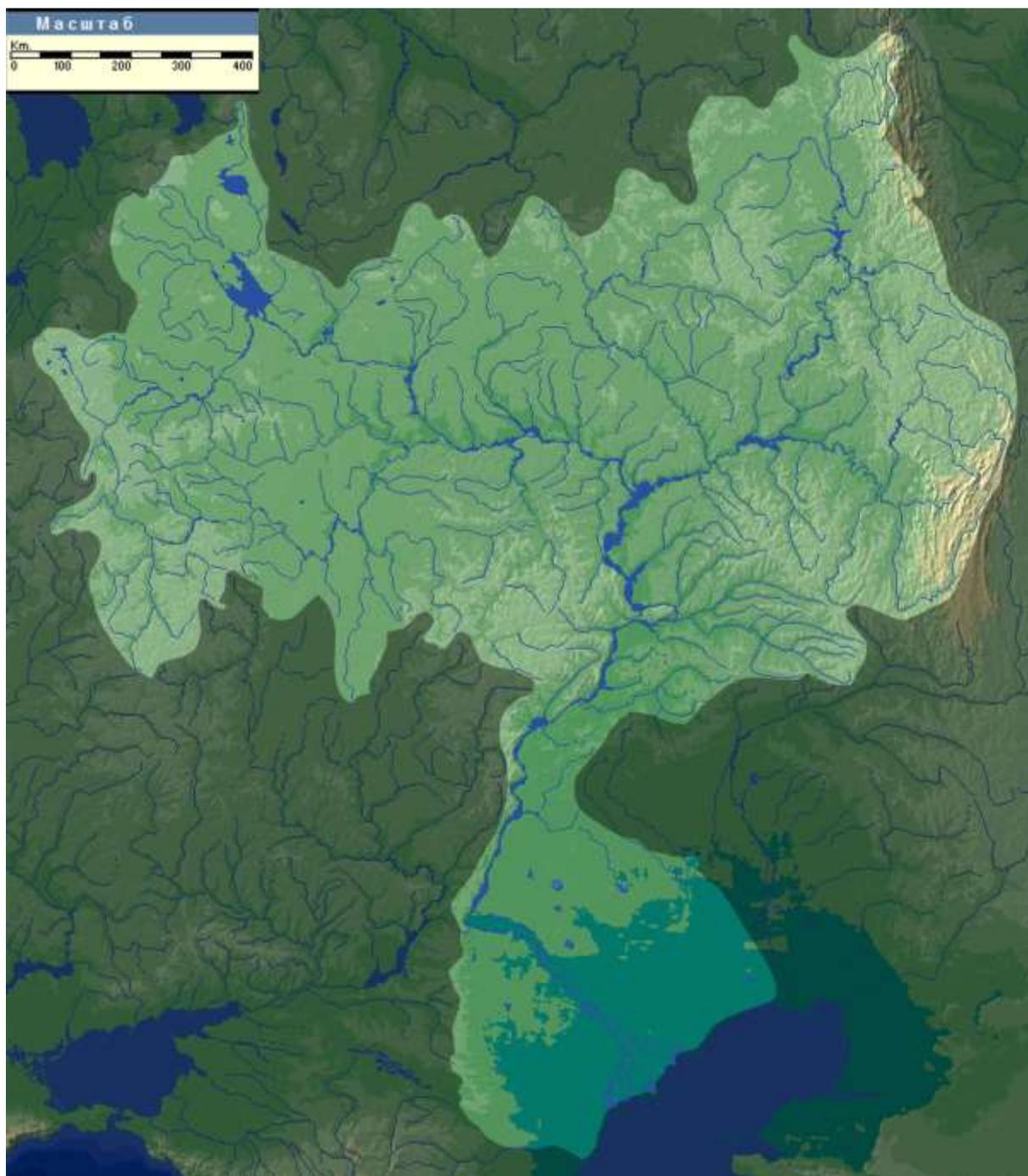


Рис. 3. Границы Волжского бассейна, принятые в настоящей монографии

Глава 1

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ГАДЮК ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА

История накопления знаний о гадюках, обитающих в регионе, вероятно, начинается со сведений, которые носят прикладной и сакрально-мифологизированный характер.

Сталкиваясь с гадюками, человек пытался узнать больше об образе жизни этих ядовитых змей и найти эффективные методы лечения людей и домашних животных, пострадавших от змеиных укусов. Гадюки издавна использовались для лечения ряда болезней (например, сброшенные гадюками шкурки прикладывали к больным глазам, зубам), хотя вряд ли подобные манипуляции приводили к действительно целебным результатам.

Т.М. Минаева (1959) сообщает о «культе змеи», т.е. офиолатрии, в эпоху бронзы, основываясь на результатах раскопок нижеволжских и кавказских погребений; не исключено, что этот культ мог придти сюда с Востока. Офиолатрия отмечалась в X в. у некоторых общин в Среднем Поволжье (Путешествие Ибн-Фадлана..., 1939).

В дошедших до нас легендах, духовных стихах и заговорах упоминается мистическое животное Василиск, способное, согласно древнерусской мифологии, откладывать яйца, из которых вылупляются гадюки. Со многими христианскими праздниками в народном православии переплетаются языческие ритуалы, связанные с гадюками. В Благовещение (7 апреля н.ст.) – день, когда, по Евангелию, Пресвятой Богородице явился Архангел Гавриил и сообщил, что ей предстоит стать Матерью Спасителя – совершались магические действия, которые должны были предохранить от укуса змеи; на Благовещение, чтобы не потревожить проснувшихся после зимовки животных, запрещалось посещать лес. В Егорьев вешний (праздник, посвященный Георгию Победоносцу; 6 мая) пастухом или уважаемым в деревне человеком при обходе стада произносился заговор для защиты коров и овец от напастей, в том числе ядовитых змей: «Господи, благослави меня, [имя просящего], обнеси своих милых животных. Не я обношу, а прошу Николая Чудотворца и Егория Победоносца: обнесите моих милых животов железным тыном, обтяните медной проволокой, покройте святой пеленой, спасите от огня, от воды, от лютого зверя, от ползучего змея, от волшебных стихов. Аминь». Во многих областях России еще сохранился древний ритуал, направленный на защиту новой избы и от проникновения гадюк – до рассвета хозяйка дома, сняв одежду, обходит новую избы и произносит приговор: «Поставлю я около двора железный тын, чтобы через этот тын ни лютый зверь не перескочил, ни гад не переполз, ни лихой человек ногой не переступил и дедушка лесной через него не заглядывал». Широко распространены народные былички, в которых рассказывается, что на Ивана постного (день Усекновения главы Иоанна Предтечи; 11 сентября) змеи уходят в норы на зимовку; в этот день опасно ходить в лес, но собранные в это время ягоды калины, клюквы, брусники обладали волшебной силой и могли избавить от головной боли. На Воздвижение (праздник Воздвижения Креста Господня; 27 сентября) запрещалось посещать лес, поскольку у змей происходит празднование свадьбы своего царя (Капица, 2006). Считалось, если на этот праздник змея ужалит кого-либо, то ей не уползти, так как в наказание она останется мерзнуть в холодные дни. У орловцев, тамбовцев и владимирцев бытовало мнение, что в данный день все змеи «сдвигаются», т.е. сползаются в одно место, под землю, к своей матери, где и проводят всю зиму. Поэтому на весь день мужики тщательно запирали ворота, двери и калитки, чтобы гады не заползли по ошибке на мужичий двор и не спрятались там (Некрылова, 1991).

Изготавливавшиеся на Руси до XV в. змеевики, или змеевы луны – «металлические и каменные медальоны с изображением святого с одной стороны и гнезда змей с другой» – служили оберегами от болезней (Брокгауз, Ефрон, 2002, с. 233). Е.А. Бажанов (2009) пишет, что «даже на христианских амулетах-змеевиках на лицевой стороне – изображение святых-христиан, а на обратной стороне – ведический солярный знак: клубок змей, образующих коло, круг – символ солнца, оберег солнцепоклонников» (с. 129). «Ведические славяне змей

предпочитали не трогать» (с. 130). «В народе имя змеи-македоницы, змеи-медяницы поминали в заговорах против болезней и хворостей» (с. 131); «гадюку погнажи бы со двора, но избегали опускать на нее лопату» (с. 254).

Мифы о том, что душа умершего предка может воплотиться в «домашнюю змею», существовали у всех славян. Домашняя змея, как и домовая, считалась опекуном и дома, и семьи; без нее не может быть благополучия, достатка и счастья. Змею, расположившуюся во дворе или в хлеву, нельзя убивать – иначе умрет хозяин или хозяйка. Если же кто-то по нечаянности все же убьет домашнюю змею, он должен палку, которой ее зашиб, немедленно бросить в воду, иначе вся скотина подохнет. Если домочадцы видят змею, ползущую со двора, это знак скорой бедности и других несчастий, если же она ползет во двор – это к счастью и богатству. Если змеи дома нет, значит, что-то неладно (Левкиевская, 2002).

По классификации Л.Я. Боркина (2003а), период предыстории развития герпетологии в России заканчивается в начале XVIII в. Обращаясь к следующему – переходному долинневскому – периоду, отметим отрывочные сведения о змеях Волжского бассейна и сопредельных территорий, опубликованные Петром Ивановичем Рычковым (1712–1777), первым членом-корреспондентом Петербургской академии наук (1759). Следует процитировать фразу, которая непосредственно относится к Волжскому бассейну, из его «Топографии Оренбургской» (Рычков, 1762). В разделе «Инсекты, или насекомые, и гадины» названного сочинения сообщается: «В змеях и ящерицах внутри Башкирии, чтобы какия особливости были, поныне не известно» (с. 300). К этим башкирским змеям явно относится обыкновенная гадюка, которая П.И. Рычкову не могла быть незнакома. В разделе «Птицы знатныя» имеется информация о змеях как объектах питания следующих птиц. Во-первых: «*Аист*, или *Стерх*, несколько схож к журавлю, токмо ноги не так высоки, и нос покороче, живет охотно в жилых местах <...>. Питаются змеями, лягушками, також и рыбою» (с. 301). Во-вторых: «*Леглек*, птица во всем подобна Аисту, токмо белая, в *Ташкенте* и *Туркестане* их множество, живут по хоромам, питаются так, как и Аист, змеями и лягушками. У них голосу никакого нет, кроме того, что щолкают» (с. 304). В обоих случаях речь идет об одном и том же виде – белом аисте. Как известно, пищевой рацион белого аиста, встречающегося в Волжском бассейне, включает гадюк (Гаранин, 1976; Бакиев, 2007).

В 1768–1774 гг. на территории Волжского бассейна работают прибывшие из Петербурга «оренбургские» отряды «физической» экспедиции. С началом деятельности последней и с годом публикации первых отчетов натуралистов-путешественников связано начало выделенного Л.Я. Боркиным (2003а) периода становления герпетологии в России: 1768–1770 гг. Участники экспедиции (Лепёхин, Паллас, Фальк, Георги) в своих публикациях приводят данные о гадюках: их морфологии, распространении, биотопической приуроченности, о способах лечения укушенных ими людей, использовании гадючьего яда для лечения домашних животных, а также легендах, связанных с гадюками. Этими исследователями на территории Волжского бассейна отмечены как обыкновенная гадюка, так и восточная степная гадюка, которых они не всегда различали. К обыкновенной гадюке относятся используемые ими названия линнеевских видов – *Coluber berus* Linnaeus, 1758, *C. cherssea* Linnaeus, 1758, *C. prester* Linnaeus, 1761 – гадюки соответственно серой, бурой (коричневой) и темной (черной) цветовых форм, а также темные формы, описанные Палласом из Самары и Зауралья – соответственно *C. melanis* Pallas, 1771 и *C. scytha* Pallas, 1773. Для обозначения и обыкновенной, и восточной степной гадюки они пользовались названиями *C. berus* Linnaeus, 1758 и *C. foetidus* Gldenstdt in Georgy, 1801 (последний вид отмечен в Волжском бассейне только в степях). Название *C. cerastes* Linnaeus, 1758, возможно, относится к восточной степной гадюке. Исследователи, включая гадюк (вместе с другими пресмыкающимися, с земноводными, осетровыми рыбами и круглоротыми) в класс Amphibia, следовали системе, предложенной Карлом Линнеем. Все даты, связанные с данной экспедицией, указаны ниже по старому стилю.

Руководитель второго «оренбургского» экспедиционного отряда Иван Иванович Лепёхин (рис. 4), адъютант Петербургской академии наук (1768), позже академик (1771), хронологически первым – по дате в дневниковых записях – из участников академической экспедиции упоминает гадюк в Волжском бассейне.

Осматривая 28 июля 1768 г. окрестности Мурома, автор «Дневных записок путешествия» обращает внимание на растение конопельник *Eupatorium cannabinum* (современное название – посконник коноплевидный *Eupatorium cannabinum*), «к которому жители имеют прибежище во время неистовства, происходящего от угрызания <...> ядовитого пресмыкающегося» (Лепехин, 1771, с. 51). В Арзамасе 4 августа Лепехиным сделано следующее замечание о народных средствах лечения змеиных укусов. В его «Дневных записках» сообщается, что змеевая трава *Stachis arvensis* (современное русское название – чистец полевой) «делает от угрызания змеи безопасными» (1771, с. 78).

12 августа 1768 г. отряд Лепёхина прибыл в Курмыш. 14 августа в окрестностях Курмыша Лепёхин встретил ужа «*Coluber natrix*» (обыкновенный уж *Natrix natrix*). Сопровождающий рассказал Лепёхину о местных змеях «следующую побасенку: Здесь водится много змей черных, которые весьма велики и вредны, как для людей, так и для скота: напротив того ужи не только



Рис. 4. Иван Иванович Лепёхин (1740–1802)
и титульная страница
«Дневных записок путешествия» (Лепехин, 1771)

никакого вреда не причиняют, если только их не задерешь, но и много пользуют людям. В сенокос и другую страдную пору, когда люди имеют свой

отдых посреди поля, или в лесах, ищут всегда таких мест, где водятся ужи. Тут уже спят безопасны от вредных змей, которые к сонным приходят и в оплошности вползывают в рот к человеку: ибо уж таких змей отгоняет прочь, и не отходит от человека; а иногда взползши и на грудь лежит до тех пор, пока человек не проснется» (1771, с. 97).

В изложенном Лепёхиным рассказе сопровождающего подробно описаны местные «средства от угрызания всяких змей»: «Если ужалил другаго некая змея, то должно наискоряе перевязать ногу, или другой какой уязвленный член повыше раны красным шерстяным поясом натуго, дабы опухоль не распространилася до живота, и мазать член кровию или салом уязвившей змеи, и пить увар травы змеевника (b)» (1771, с. 98). [Сноска на с. 98 – «(b) *Gentiana campestris*»]. Змеевником *Gentiana campestris* Лепёхин называет растение, современное название которого – горечавка полевая *Gentianella campestris*. «Естьли же змею убить не удастся, в таком случае разрывают на двое живого голубя и прикладывают к ране, который из раны вытягивает жало: ибо они думают, что змеиный яд состоит в развилистом языке, по чему и называют его змеиным жалом. Сколь невероятно черных змей своевольное в человеческом теле погребение, столь мучительные средства к изгнанию из внутренностей такого мнимого врага. Простокам не нужно испытывать обстоятельно возможность, или невозможность такого приключения. Для их довольно, если спящему на поле когда грезилось, что он пил весьма студеную воду, если ему тошнится по утрам; если ему мерещится, что у него в животе ворочается, или раздувается живот; то никто уже не смеет

сумневаться, что у него в желудке обитает змея. Такого поят парным и наговоренным коровьим молоком, смешанным с конопляным маслом столько, сколько желудок его вместить может: по том привязывают его за ноги в жарко натопленной бане к потолку, и держат до тех пор, пока не вырвет из него, как говорят, черенки, с которою змея и выходит. Угадать не трудно, откуда сие происходит зараженному таким предразсуждением больному. Может легко померещиться, что он изверг из себя такого пресмыкающегося: ибо никто другой сему лечению не может быть свидетелем, кроме наговорщика на молоко. Но может и то статья, что наговорщик имеет в запасе змею, дабы тем более уверить больного и простаков, и усугубить свою прибыль за врачевание» (с. 98–99).

Далее маршрут отряда Лепёхина прошел через следующие пункты: Алатырь – Симбирск (ныне Ульяновск) – Мелекес (Димитровград) – Спасское, имение упомянутого выше П.И. Рычкова – Сергиевск – Ставрополь (Тольятти) – Симбирск (Ульяновск), зимовка – Сызрань – Саратов – Дмитревск (Камышин) – оз. Эльтон. Лепёхин, датируя относящуюся к степи около Эльтона запись 3–4 июля 1769 г., отмечает здесь «ехидн» *Coluber berus* (1771, с. 415), т.е. восточных степных гадюк *Vipera renardi*. Они, пишет Лепёхин, «пред глазами нашими везде пресмыкалися: однако ни скоту, ни людям никакой пакости от них не слышно» (с. 415).

Продолжение маршрута Лепёхина по Волжскому бассейну: Дмитревск (Камышин) – Царицын (Волгоград) – Астрахань – Красный Яр. По прикаспийской степи он отправился в Гурьев (Атырау) и далее вверх по реке Яик (Урал) в Оренбург; из Оренбурга выехал в Табынск, где его отряд остановился на зимовку. В декабре 1769 г. Лепёхин ездил в Уфу, где вместе с Палласом составил план продолжения путешествия на 1770 г.

В мае 1770 г. Лепёхин выехал из Табынска и отправился к истокам реки Белой, где перемещался то по правому, то по левому ее берегу. 21 мая он сделал запись, в которой связывает башкирскую легенду с предрассудками об умерщвлении змей: «Место, где мы остановились, составляло глубокую долину окруженную отвсюду высокими горами, из которых высочайшая называлась Жилань Тау (Змеиная гора). Она прозвана Змеиною по Башкирским сказкам, что в старину живал в ней великий змей, который убит был от одного их батыря (а), Клянчу прозываемого, и который употребил особливую выдумку к преодолению сего сопротивника. Он напоил свою саблю лошадиным потом, который они за змеиною поборника почитают; да и ныне думают, что никаким орудием змею так скоро умертвить не можно, как плетью: ибо она всегда лошадиным потом напоена бывает» (Лепехин, 1772, с. 57–58). Сноска на с. 58 – «(а) Батырь значит храбрец, откуда без сумления в нашем языке вышло слово богатырь».

12 июля 1770 г. экспедиционный отряд находился на восточной границе Волжского бассейна. В этот день Лепёхину пришлось заняться лечением мальчика, укушенного обыкновенной гадюкой *Vipera berus* черной формы.

«При речке Сяульдир кочевал тогда знатный Башкирский богач <...>. Сын его мальчик лет в 10, играя около кошей наступил на черную змею (а) [сноска на с. 172 – «(а) *Coluber Prester* Linn. <...> »], которая его укусила. Не прошло получаса, как ногу у него чрезмерно раздуло, и в укушенном месте чувствовал малой великую боль, так что без крику ноги поворотить у него не можно было. Бледность покрывающая лице, пасмурные глаза и прерывчивое дыхание, живо изображали ту опасность, в какой он находился. Тут принужден я был вмешаться в лечебную должность, и искать в походной моей аптеке и поварне. Деревянное масло занимало место змеиною бальсама, а летучая соль составляла внутреннее врачевание; и могу сказать, что чрез ночь Башкиренко был спокойнее. Объявленные припадки несколько утихли. При сем случае упомяну я о некоторых отменностях, которые Башкирцы сей змее приписывают.

Когда Башкирец такую убьет змею, то как скоро он куды ни ехал: не приминет слезть с лошади и палочкою увязить змеиную голову в землю. Убийство змеи почитают они неотменно нужным для тех пакостей, какие они им самим и скоту наносят; а голову

притыкают к земле для особенного мнения. Они думают; что к убитой змее приходят ее товарищи, и приносят неизвестной им травы корешок, который накладывая на раны паки змею оживотворяют. Сие утверждают они многими самовидцами, и думают, что оный корень должен быть во всех болезнях более действителен, нежели все врачебные припасы.

Черная змея служит им так же врачебным средством в той конской болезни, которую они лихим называют (а). [Сноска на с. 174 – «(а) Лихой означает ту конскую болезнь, когда лошадь по всему телу получает проломы и раны»]. В таком случае отрубают змее голову; и когда она еще некоторую в себе имеет живность, прикладывают к ране и сжимают рот: по том немедленно вводят лошадь в холодную воду, и держут в ней привязав до тех пор, пока ее чрезмерная не примет дрожь: и сим способом, как сказывают, совершенно лошадей от лихова избавляют» (Лепехин, 1772, с. 172–174).

Петер Симон (в России Пётр Семёнович) Паллас (рис. 5), возглавлявший первый «оренбургский» экспедиционный отряд и, по существу, являвшийся общим руководителем академической экспедиции 1768–1775 гг. – академик Петербургской академии наук и профессор (1767), родом из Берлина – в своих поездках 1768–1770 гг. пересекал Волжский бассейн, следуя по маршруту Санкт-Петербург – Москва – Муром [в датированных 13 и 15 августа 1768 г. дневниковых записях им отмечены около границы Владимирской и Нижегородской областей ядовитые змеи *Coluber prester* (Pallas, 1771, S. 40, 41; Паллас, 1773, с. 63, 65), т.е. обыкновенные



Рис. 5. Пётр Семёнович Паллас (1741–1811) и титульная страница первой части «Путешествия по разным провинциям Российской империи» (Pallas, 1771)

гадюки] – Арзамас – Саранск – Пенза – Симбирск (Ульяновск) – Спасское – Ставрополь (Тольятти) – опять Симбирск (зимовка) – опять Ставрополь – Самара [здесь он в записях, датированных апрелем 1769 г., отметил линнеевский вид *C. berus* и черную форму гадюки (Pallas, 1771, S. 157), описав последнюю под названием *C. melanis* (Там же, S. 460)] – Сызрань – опять Самара – Оренбург и далее к Каспийскому морю по территории бассейна Яика (Урала). Затем он, возвратившись с Каспия через Яицкой Городок (Уральск) в бассейн Средней Волги, совершил поездку из Уфы через Оренбург и Самару до Сызрани и обратно через Ставрополь, Бугуруслан и Бугульму в Уфу. Зимовал в Уфе, откуда в мае 1770 г. направился через Уральские горы в Сибирь.

Весной 1773 г., возвратившись из Сибири, Паллас проследовал по территории нынешнего Башкортостана и перебрался в Удмуртию. Из Сарапула в марте 1773 г. он отправился в Казань, а вернувшись в Сарапул, поехал в апреле оттуда на юг; в Татарстане, на правом берегу Камы, напротив устья реки Ик, упомянул черных гадюк «schwarze Vipern (Prester)» (Pallas, 1776, S. 497).

Дальнейший путь Палласа проходил через Камыш-Самарские озера, в степи около которых 30 мая Палласом отмечены маленькие гадюки – «kleine Vipern» (Pallas, 1776, S. 522), и через Рын-пески, где гадюки крайне редки – «überaus sparsame Vipern» (Там же, S. 538), исследователь переезжает в бассейн Нижней Волги и обращает внимание здесь на высокую

численность змей. В записях, датированных июнем 1773 г. и относящихся к окрестностям Селитреного городка (ныне с. Селитренное Харабалинского района Астраханской области), Паллас сообщает: «Нигде не видел я толикаго множества змей, сколько их здесь между развалинами Татарских городков и во всех яминах находится» (Pallas, 1776, S. 554; цит. по переводу В.Ф. Зуева: Паллас, 17886, с. 147). Палласом также упоминаются змеи в большом количестве 25 апреля 1774 г. в двух пунктах, расположенных к юго-востоку от Нижнего Ахтубинского городка, у левого берега Ахтубы (Pallas, 1776, S. 661, 663). Но из текста непонятно, встречены ли Палласом среди этих змей в Нижнем Поволжье гадюки.

Последний раз на территории Волжского бассейна Паллас был в 1793 г., эта поездка описана им в «Заметках путешествия по южным наместничествам Российской империи в 1793 и 1794 годах» (Pallas, 1799; рис. 6). В его записях, датированных маем месяцем и относящихся к междуречью Волги и Урала (в нынешней Атырауской области Казахстана), отмечены восточные степные гадюки «*Coluber berus*». Так, 9 мая эти змеи наблюдались в песчаной степи Салтан-Мурат, а 10 мая – на холмах Шоогот, причем сообщается, что гадюки часто прячутся под прилегающими к земле пузырчатými листьями невероятно большого растения, степного рапонтника *Rheum caspium* (Pallas, 1799, S. 112–114): скорее всего, его современное название – ревеня татарский *Rheum tataricum*. В записях от 15 мая 1793 г. у границы нынешних Атырауской и Западно-Казахстанской областей Казахстана Палласом (Pallas, 1799, S. 126) упоминаются ушастые ежики в качестве потребителей змей.

Третий том сводного труда Палласа «Zoographia Rosso-Asiatica» (Pallas, [1814]; см. рис. 6) содержит описания на латинском языке 25 видов змей, из которых шесть относятся к роду *Vipera*. Любопытно,

что видовое название *melanis* черной гадюки, описанной из Самары, приводится как «VIPERA Melaenis» (р. 52), и в рамках этого вида рассматривается *V. scytha*. В качестве других видов, включенных в род *Vipera* и обитающих в Волжском бассейне, на страницах «Зоографии» указаны: *V. cerastes* (каспийские степи), *V. berus* (южные степи России), *V. prester* (в прохладной, особенно лесистой, влажноватой и душной России), *V. cherssea* (северная Россия).

Заметим, что род *Vipera* описал Йозиф Николай Лауренти (1735–

1805) в диссертации на соискание ученой степени доктора медицины (Laurenti, 1768). «Основная ее цель – выявление ядовитых земноводных и пресмыкающихся Австрийской империи и разработка противоядий от их ядов на основе системы, позволяющей точно и однозначно определять виды» (Кузьмин, 2005, с. 3). Лауренти разработал новую, по сравнению с линнеевской, классификацию земноводных и пресмыкающихся, объединенных единым классом Reptilia (черепахи в этот класс не включены). В отряд Serpentia из данного класса вошли змеи, безногие ящерицы, амфисбены, червяги. Линнеевские виды гадюк –

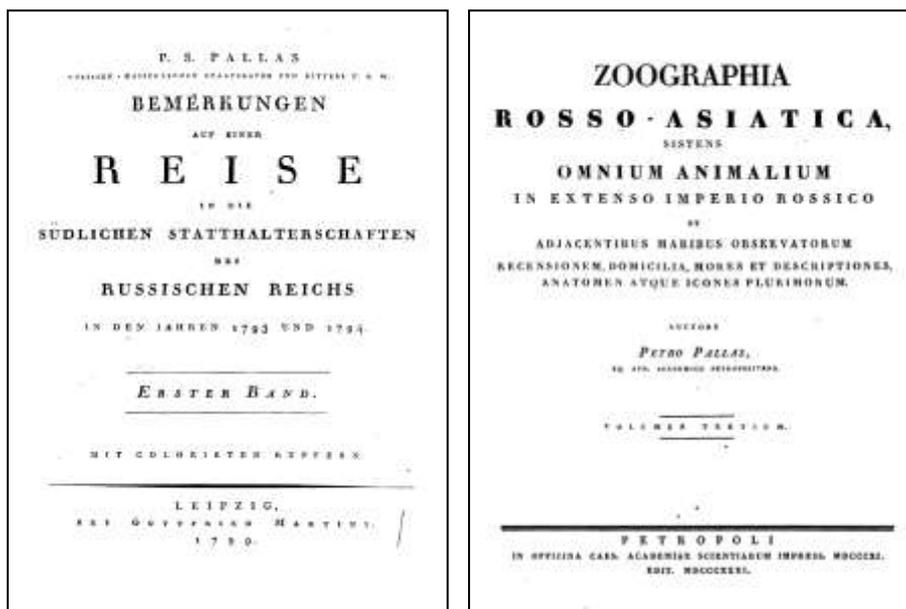


Рис. 6. Титульные страницы первого тома «Заметок путешествия по южным наместничествам Российской империи в 1793 и 1794 годах» (Pallas, 1799) и третьего тома «Российско-азиатской зоографии» (Pallas, [1814])

chelsea и *berus* – Лауренти, как и Линней, включил в род *Coluber*. Описанный к тому времени Линнеем вид *C. prester* им не упоминается. По словам С.Л. Кузьмина (2005), «Лауренти первым пытался связать географию и экологию змей с патологией и терапией их укусов. Он одним из первых опроверг заблуждение, которое бытует до сих пор: что все ядовитые пресмыкающиеся первыми нападают на человека. Он подробно обсуждал географические различия в силе яда обыкновенной гадюки (*Coluber berus*) и допускал, что эти различия могут указывать на наличие разных видов» (с. 5). «Описываемые противоядия от ядов змей нельзя признать эффективными, так они не основаны на единственно реальном противоядии – специфических сыворотках. Последние тогда еще не были известны» (с. 6).

Юхан Пер (более известный по публикациям на немецком языке как Иоганн Петер – Johann Peter; в России Иван Петрович) Фальк, родившийся в Шведской Вестготландии (Коксторп, Швеция; годы рождения по разным данным: 1725, 1727, 1732, 1733) и застрелившийся в Казани в 1774 г. во время приступа депрессии – российский профессор (не позднее 1765) – был до приглашения его Академией в экспедицию управителем (директором) Аптекарского ботанического сада в Петербурге. Этот ученик К. Линнея возглавил третий «оренбургский» отряд. В 1768–1774 гг. Фальк посетил различные районы бассейна Верхней, Средней и Нижней Волги. Выехав 5 сентября 1768 г. из Санкт-Петербурга, он со своим отрядом через Тверь и Новгород попал в Москву, далее его путь пролегал через Коломну, Рязань, Пензу, Сызрань, Саратов, Царицын (Волгоград) и Астрахань на восток – через Калмыцкую степь в бассейн Урала, затем в Зауралье и Западную Сибирь. Из Томска Фальк направился через Екатеринбург в Казань, потом по Волге в Астрахань, из

Астрахани в Моздок и обратно, по Волге, в Казань. Записи Фалька, которые оформлялись им в виде картотеки (неразборчивым почерком: на шведском, немецком, латинском языках), опубликованы благодаря усилиям друзей профессора; окончательная обработка и подготовка к печати сделана И.Г. Георги (Гнучева, 1940; Боркин, 2001; Гаранин, Бакиев, 2004; Носкова, 2007). В третьем томе (Falk, 1786; рис. 7) трехтомного издания его материалов на немецком языке в списке «амфибий» указаны два вида гадюк: *Coluber berus* (везде, особенно в кучах камней и по южной стороне горных ущелий) и *C. prester* (везде, но очень редко).



Рис. 7. Титульная страница третьего тома «К топографическому познанию Российской империи» (Falk, 1786)



Рис. 8. Иван Иванович Георги (1729–1802) и титульная страница седьмого тома третьей части «Географо-физического и естественноисторического описания Российской империи» (Georgi, 1801)

Иоганн Готтлиб (в России Иван Иванович) Георги (рис. 8) – немец родом из Померании, городка Вахгольцхаген, доктор медицины, аптекарь – в 1769 г. был приглашен Петербургской академией по рекомендации Фалька для участия в работе его отряда. Прибыл Георги в Петербург в апреле 1770 г. В 1770–1772 гг. он путешествовал по Московской, Рязанской, Воронежской, Астраханской губерниям, Башкирии, Уралу и Сибири, будучи включенным в отряд, который возглавлял Фальк. «Из реформированного в связи с болезнью И.П. Фалька третьего самостоятельного отряда оренбургских “физических” экспедиций был вновь образован небольшой полусамостоятельный отряд во главе с И.И. Георги. Ему было приказано отправиться к акад. Палласу, с которым следовало окончательно решить вопрос о дальнейшем маршруте. Встреча с Палласом произошла 22 ноября 1772 г. в Томске. Главной задачей экспедиции Георги было поставлено обследование оз. Байкала и его окрестностей» (Гнучева, 1940, с. 108). В октябре 1773 г. он прибыл в Царицын, «окончив путешествие свое через Пермью, через Урал и верхнюю часть Волжских степей» (Паллас, 1788б, с. 279). В 1774 г. Георги посетил Казань (где похоронил Фалька), Чебоксары (в дубовых лесах Чувашии отметил нередкий там вид *C. prester*, т.е. темную форму обыкновенной гадюки), Нижний Новгород, Кострому, Ярославль, Клин, Тверь (Georgi, 1775). В его обобщающих работах (Georgi, 1801, 1802) упоминаются гадюки Волжского бассейна: *C. melanis* (Средняя и Нижняя Волга, Самара), *C. berus* (вся южная и умеренная Россия, Волга, Пермь), *C. prester* (Волга, Кама, Белая), *C. cherssea* (Тверская губерния), *C. scytha* (Казань, Пермь), *C. foetidus* (в степях вокруг Тамбова), *C. cerastes* (в степях от Орла к Тамбову).

Немецкий врач, ботаник и химик Иоганн Фридрих Гмелин (рис. 9) в отредактированном и дополненном им издании «Systema Naturae» Карла Линнея (Gmelin, 1789) отмечает гадюк, из которых указаны в качестве обитающих в Волжском бассейне (по опубликованным к тому времени трудам Лепёхина и Палласа) следующие: *C. melanis* (у рек Волга и Самара), *C. prester* (в Северной Азии и Европе). Указание на географическое распространение линневского вида *C. berus* (в Европе и Сибири) не имеет ссылки на источники, содержащие сведения про обитание вида в Волжском бассейне.

Информация о змеях, населяющих Пермскую губернию, содержится в двух работах педагога, географа, историка и краеведа Никиты Саввича Попова (рис. 10).

Так, в «Историко-Географическом описании Пермской губернии» им (Попов, 1801) сообщается о случаях укусов ядовитыми змеями скота и людей в южных уездах. Из текста следует, что в Пермской губернии обитают ещё неядовитые змеи: «Некоторые породы черных и других змей иногда уязвляют в южных уездах скота и людей; от чего лечат в тамошних условиях, разрубая живую кошку, голубя или другую небольшую птицу и прикладывают оную к ране, вылечивать сим средством по большей части удается. О прочих змеях и ужах, также о безвредных ящерицах и других земноводных, упоминать здесь ненужно. Ония находятся больше в лесистых, болотистых и каменистых местах» (с. 34).

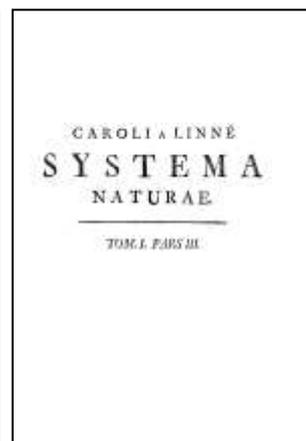


Рис. 9. Иоганн Фридрих Гмелин (1748–1804) и титульная страница третьей части первого тома 13-го издания «Системы природы Карла Линнея» (Gmelin, 1789)



Рис. 10. Никита Саввич Попов (1763–1834)

В «Хозяйственном описании Пермской губернии» Н.С. Попов (1804) отмечает гадюк («ядовитыя змеи пестрыя серыя, или буряя, черныя и черноватыя»), которые могут составлять «отличие» европейской ехидны *Coluber berus* (с. 265). Описываются методы лечения пострадавших от укусов змей, применяемые населением разных уездов губернии. К таким методам относятся: «в Красноуфимском уезде от ужаления черных змей бывающих иногда длиною до 2 аршин [т.е. почти 1,5 м, поскольку аршин равен 71,12 см. – Примеч. авторов], и водящихся около гористых мест» (с. 265) – прикладывание к ране части укусившей «змеи, естли убить успеют», либо разрубленной или разорванной живую кошки, «либо также горячее разрубленное голубя мясо, или конопляное жеваное в роту семя. Некоторые вскоре после ужаления, естли не успеют убить змеи, отпускают уязвленную ногу в воду или входят в оную, куда по мнению их, выходит иногда яд из раны» (с. 266); в Екатеринбургском уезде – «от уязвления змеи, (малого рода) разорвав ту же убитую змею, мажут ей кровью ранку; другие также разорвав пополам голубя привязывают к ней горячаго, иные мажут ее кошачьим салом» (с. 266); в Чердынском уезде «от ужаления черных змей, имеющих длины до 3 четвертей [т.е. около 0,5 м, если речь идет об аршине. – Примеч. авторов], также лечатся кошечьем теплым мясом и лисьим салом, прикладывая оныя к ране» (с. 266); в Кунгурском уезде, где «много водится змей пестрых бурых и черных, кои длиною не более аршина», – «от ужаления бурой змеи прикладывают к ране теплое мясо бурой кошки и голубя, от ужаления пестрой мясо пестрой кошки: естлиж ужалит черная змея, то прибегают к черной лягушке, водящейся в мокрых местах (вероятно жабе), которую разрезав также прикладывают к ране; лечат от сего также и травую, известную там под именем змеевки (*Gentiana campestris*)» (с. 266) [современное название – горечавка полевая *Gentianella campestris*. – Примеч. авторов]; «в Верхнетурском уезде уязвляют людей черные, пестрые и черноватые змеи, от чего пользуются там вынятым из тех же змей салом, уксусом с яшною водою, деревянным маслом, голубиною кровью, теплым молоком, подкуриванием береста и корнем пиона, упаренным в коровьем молоке» (с. 266); в Камышловском уезде «от уязвления черных и пестрых змей, не в большом количестве водящихся; прикладывают к ранке змеиную или кошечью шкурку, живаго ошипаннаго голубя, либо кропивный сок и голубинный мозг» (с. 266). Далее Н.С. Поповым (1804, с. 266–267) сообщается: «Уверяют, что приложенное горячее мясо кошки или голубя наилучшее оказывают действие, втягивая в себя яд (крестьяне по своему изъясняя сие действие говорят, что выходит на мясо из раны змеиное жало) особливо естли скоро приложено будет. Действуют также по большей части с успехом и прочия изчисленные лекарства, но слабее и медлительнее».

Иван Алексеевич Двигубский (рис. 11), адъюнкт Московского университета (с 1798 г. после защиты магистерской диссертации «De amphibiiis Mosquiensibus»), в начале XIX столетия обнародовал результаты своей диссертации «Primitiae Faunae Mosquensis» на степень доктора медицины со списком всех известных ему в то время подмосковных видов низших наземных позвоночных, включая «ехидну» под латинским названием *Coluber berus* (Dwigubsky, 1802, р. 48). Через 90 лет его докторская диссертация переиздается с комментариями и дополнениями сотрудников университетского Зоологического музея в виде «Опыта каталога Московской

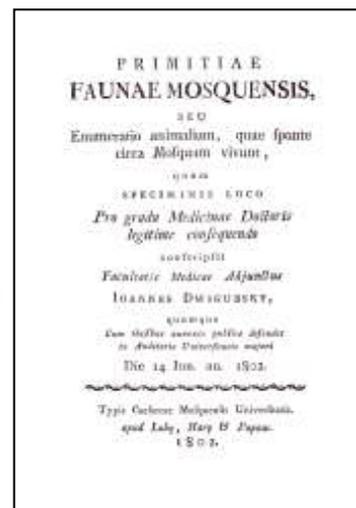


Рис. 11. Иван Алексеевич Двигубский (1771–1839) и титульная страница диссертации «Начало московской фауны» (Dwigubsky, 1802)

губернии», где имеется раздел о земноводных и пресмыкающихся, включающий и гадюку *Vipera berus* (Кулагин, 1892). В «Опыте естественной истории всех животных Российской Империи» Двигубским (1832), который в то время был заслуженным профессором и ректором Московского университета, называются гадюки, обитающие в Волжском бассейне: гадюка серая *Pelias berus*, гадюка черная *P. prester* (к которой Двигубский «причисляет» палласовские виды *Vipera melaenis* и *V. scytha*), гадюка медянка (темно-коричневая) *P. cherssea*, козюлька рогатая *Vipera cerastes* «с двумя повыше глаз шиловидными рожками <...> *Bod.* в степях за Каспийским морем. *Паллас*» (с. 50). В примечании после описания видов рода *Vipera* у Двигубского фигурирует козюлька вонючая «*Coluber (Vipera) foetidus*» (с. 51). Автор пишет, что ее упоминает «*Георги*, ссылаясь на Кавказскую Фавну *Гилденштедта*, находящуюся в рукописи», что она «водится по степям в Тамбовской и смежных Губерниях», ядовита, «сильно пахнет гнилью». «Надобно ожидать <...> подробнейших описаний».

Писатель, переводчик, экономист Василий Алексеевич Лёвшин (рис. 12) закончил написание труда «Топографическое, историческое, статистическое и камеральное описание Тульской губернии» в 1803 г. Рукопись была опубликована лишь в 2006 г. В ее разделе «О пресмыкающихся» приводятся сведения о ядовитых змеях: «ржавого цвету змея (*Coluber cherssea*)», обитающая «в больших лесах около влажных мест, в кустах ивовых»; «ехидна разноцветная шахматная (*Coluber bau*)», обитающая «в лесах, но выходит и в поля»; «ехидна черная (*Coluber nigra*)», обитающая «в больших лесах, на сухих местах». О лечении укушенных гадюками людей сообщается: «От уязвления их простолюдины лечатся у своих ворожей. Неизвестно, как употребляют оне способы, по крайней мере, достаточно то, что не слышано никогда, чтоб человек, уязвленный змеею, умирал. В дворянских домах известно спасительное употребление деревянного масла. Я сам излечил оным всех уязвленных, о которых случалось мне знать. Лечение состоит в рюмке деревянного масла внутрь; наружно же должно масло, взогрев, вымазать оным весь уязвленный член и, смочив в нем ветошку, обернуть. Действие яда змеинаго: опухоль уязвленного члена, от часу по телу распространяющаяся с чувствительною болью, и тоска. Как скоро масло будет проглочено, минуты через три, тоска совершенно проходит; столько же скоро действует и наружное мазание: опухоль начинает опадать и часов в двенадцать излечение окончивается» (Лёвшин, 2006, с. 212).

Советником Экспедиции рыбных и тюленьих промыслов, Директором Народных училищ в Астрахани Иваном Васильевичем Равинским (родился в 1751, 1752 или 1754 г., умер в 1809 г.) в «Хозяйственном описании Астраханской и Кавказской Губерний» (1809) упомянуты змеи (желтопузы, ужи и веретеницы). Веретеницами называются, видимо, восточные степные гадюки: «Веретеницы живущия по степям, в жаркие дни скрываются под листьями рапонтика, и будучи скрыты, собирающими сей корень ужаливают руку, почему надлежит разворачивать листы осторожно» (с. 150). Если информацию о том, что гадюки могут прятаться под листьями растения «*Steppen-Rhapontik (Rheum caspium)*» Равинский взял из работы П.С. Палласа (Pallas, 1799, S. 113–114), то уместно привести замечания последнего, сделанные им в своей более ранней работе (Pallas, 1771, S. 380–381; цит. по переводу С.И. Волкова и В.Г. Костыгова: Паллас, 1773, с. 558–559): «Я давно уже слышал, что в здешних местах находится много черенковаго ревеню; но я по сие время тщетно искал, да и не нашел бы, естлиб казаки мне следов онаго не указали. И в хорошие годы сие изрядное растение зеленеет только весною, а в великие жары засыхает; ибо тогда ветер засохлые большие листья разносит. Во время нынешней засухи как сие растение, так может



Рис. 12. Василий Алексеевич Лёвшин (1746–1826)

быть и многия другия травы в сей стране посохли еще не имея цвета, и на земле были видны одне только черные засохлые сердечные листья, коих большую часть ветром разнесло от кореньев. Однако действительным признаком сих сокровенных кореньев были в степи круглыя места в поперештке несколько пяденей, на коих ни одной трачки не находилось, по



Рис. 13. Татарский ревень *Rheum tataricum*

тому что сие растение обыкновенно покрывает такое место своими листьями: и хоть степь совершенно гола, однако сии места легко различить можно. Когда роют, то находят коренья с простирающимися глубоко в землю ветвями, которыя толщиною в дюйм и самыя годныя для употребления в лекарство. По сим признакам я приметил на возвратном пути, что сие растение от Гурьева почти до Яицкаго городка находится на всех сухих высоких степных местах». Но, не исключено, Равинский называл рапонтиком не татарский ревень *Rheum tataricum* (рис. 13), как – по нашему предположению – Паллас, а какое-то другое растение (из рода *Rhaponticum*?).

Основатель отечественной статистики, географ, историк, ординарный профессор Санкт-Петербургского педагогического института Евдоким Филиппович Зябловский (родился в 1763 или 1764 г., умер в 1846 г.) сообщает о Симбирской губернии: «Простых зеленых и серых ящериц столь много, что почти нет ни одного куста, в котором не находилось бы такого животного; также не меньше находится простых змей (*Coluber Verus*) и ехидн (*Natrix*), а в навозных кучах водятся еще ядовитые змеи (*Coluber Melanis*)» (1810, с. 266). Приведенная цитата из «Землеописания Российской империи для всех состояний» (часть IV) является переводом на русский язык дневниковых записей П.С. Палласа, относящихся к Самаре и датированных им апрелем 1769 г. (Pallas, 1771, S. 157). Следует напомнить, что в первой половине XIX в. Симбирская губерния включала в себя Самарский уезд. За основу процитированного русского текста о рептилиях Зябловским явно взят перевод С.И. Волкова и В.Г. Костыгова из дважды к тому времени изданной на русском языке первой части «Путешествия по разным провинциям Российской империи» (Паллас, 1773, 1809, с. 236–237). Однако, в отличие от обоих русскоязычных изданий, в публикации Зябловского латинские названия змей не отделены от основного текста ссылками, как и в более раннем издании палласовских путешествий на немецком языке «Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs» (Pallas, 1771).

Карл Эдуард (Эдуард Иванович) Эйхвальд (рис. 14), уроженец столицы Курляндского герцогства г. Митава (ныне Елгава, Латвия), приехавший из Дерпта (ныне Тарту, Эстония) в Казань (1823), назначается в Казанский университет профессором кафедры зоологии и повивального искусства и работает здесь до перехода в Виленский университет (1827). В «казанский период» он избирается членом-корреспондентом Петербургской академии наук (1826), совершает путешествие по Кавказу и Каспийскому морю. В третьей части «*Zoologia specialis*» (Eichwald, 1831) он называет на территориях, к которым частично относится Волжский бассейн, следующие виды гадюк: *Vipera berus* (во всей Европе, России), *V. cherssea* (там же), *V. cerastes* (говорят, в каспийских степях). В работе «*Fauna Caspio-Caucasica*» (Eichwald, 1841) им упоминаются *V. berus* (в степях) и *V. cherssea* (берега Волги).



Рис. 14. Эдуард Иванович Эйхвальд (1795–1876)

Эдуард Фридрих (Эдуард Александрович) Эверсманн (рис. 15), немец родом из Вестфалии, ставший профессором Казанского университета (1828), более 30 лет изучал природу Волжского бассейна. С 1828 г. он руководил кафедрой ботаники и зоологии, а в 1837–1860 гг. заведовал кафедрой зоологии и курировал Зоологический музей в Казанском университете. Змеи упоминаются Эверсманном в «Естественной истории Оренбургского края» (1840, с. 74): «Змей <...> в южных степях водится много, но их видно только весною <...>. Змеи преимущественно ищут для пищи небольших четвероногих животных». В другой работе (Eversmann, 1845), касающейся фауны юго-западных предгорий Урала, автор в числе «амфибий» отмечает гадюк под названиями *Vipera berus* и *V. prester*, причем светлая форма (*V. berus*) не распространена в Казанской губернии, где отмечаются гадюки только черной формы (*V. prester*). Эверсманн сообщает, что *V. berus* никогда не встречается во влажных местах, а *V. prester* – в сухих. Возможно, это – восточная степная и обыкновенная гадюки соответственно.

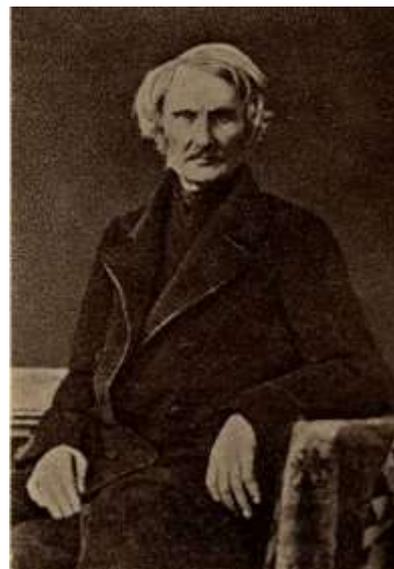


Рис. 15. Эдуард Александрович Эверсманн (1794–1860)

Карлом Михаэлем Церреннером (1818–1878), уроженцем Тюрингии, который имел ученую степень доктора (1850), в его географической работе, вышедшей в Лейпциге на немецком языке (Zerrenner, 1851), упомянута гадюка *Vipera berus* из Пермской губернии. Церреннер занимался главным образом геологическими исследованиями, в приведенных сведениях о змеях он использовал, по-видимому, в основном информацию из упомянутой выше публикации Н.С. Попова (1804).



Рис. 16. Александр Каспарович Беккер (1818–1901)

Александр Каспаровичу Беккеру (рис. 16) – ботанику и энтомологу – в 1854 г. в Нижнем Поволжье, у Сарепты, попались шесть видов змей. Среди них под названием «*Vipera Verus*» (Becker, 1855, p. 473) упоминается, вероятно, восточная степная гадюка.

Александр Павлович Межаков (1812–1859) – вологодский помещик, естествоиспытатель, член Императорского Русского Географического общества – отмечает обыкновенную гадюку *Vipera berus* в Вологодской губернии. Здесь, по его словам, светлая форма встречается очень редко, а черная – самая обычная (Mejakoﬀ, 1857).

По Л.Я. Боркину (2003а), 1859–1860 гг. являются концом периода становления герпетологии и началом нового периода – оформления герпетологии как самостоятельной дисциплины в России (который завершился в 1918 г. или в начале 1920-х гг.). Новый период разделяется на этап А.А. Штрауха и этап А.М. Никольского, границей между которыми является 1895 г.

В 1861 г. вышла статья школьного учителя из Сарепты (немецкой колонии, основанной сектантами-гернгутерами, ее территория находится ныне в городской черте Волгограда) Хуго Теодора Христофа – в России Гуго Фёдоровича и, возможно, Фёдора Фёдоровича; редко – Христофа (рис. 17). Он родился в Саксонии, и, еще живя там, увлекался зоологией, в основном энтомологией. В его статье «*PELIAS RENARDI mihi*» (Christoph, 1861) опубликовано описание таксона, которого мы называем восточной степной гадюкой. Основная часть статьи Христофа посвящена сравнению *Pelias renardi* и *P. berus*. Информация о выявленных Христофом внешних морфологических особенностях сравниваемых видов сведена в табл. 1.

Таблица 1

Морфологические особенности двух видов гадюк, отмеченные Х. Христофом (Christoph, 1861)

Признак	Вид гадюк	
	<i>Pelias renardi</i>	<i>P. berus</i>
Окраска радужной оболочки глаза	светло-желтая, книзу наполовину черная	огненно-красная, у самцов книзу черная
Выраженность зигзагообразного рисунка на спине	как правило, рисунок хорошо выражен у молодых, особенно в передней части спины; у взрослых часто разорван на пятна	спинной рисунок редко прерывается и образует выраженный зигзаг
Форма и соединение крупных темных спинных пятен	пятна широкие (почти не косые) соединяются редко, а круглые – часто	пятна косые (обычно четырехугольные) соединяются часто, а круглые – редко
Наличие на спине мелких черных пятен, тянущихся от задних краев темного головного пятна	имеются	отсутствуют
Наличие черных пятен на боковых чешуйках в двух рядах, ближайших к брюшным щиткам	имеются	отсутствуют
Наличие темных пятен на брюшных щитках	пятна голубоватого черно-серого цвета группируются в четыре ряда на брюхе	отсутствуют
Половые различия цвета брюха	отсутствуют: у самцов и самок брюхо голубовато-белого цвета, по сторонам желтоватое	черное брюхо у самцов проблескивает голубоватым, а у самок оно с желто-коричневыми крапинками
Половые различия цвета спины	отсутствуют: у самцов и самок спина светло-желтоватая или коричневато-серая, по сторонам темнее	у самцов спина светло- или темно-серого цвета (без коричневых примесей), у самок – от красно-коричневого до серо-коричневого
Возрастные различия цвета спины	незначительные, но молодые темнее	очень значительные
Варьирование размеров и формы	незначительное	очень значительное

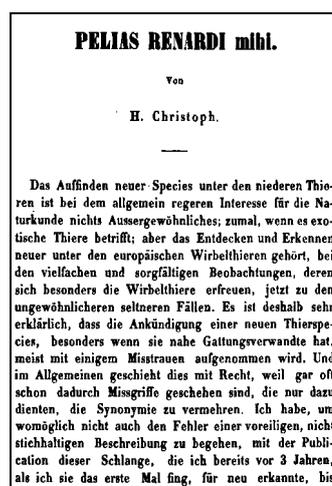
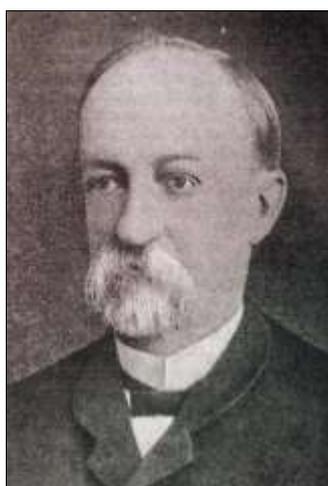


Рис. 17. Гуго Фёдорович Христоф (1831–1894)

и первая страница статьи «PELIAS RENARDI mihi» (Christoph, 1861, p. 599)

Типовой территорией описанного вида являются окрестности Сарепты, где Христоф находил *P. renardi*. Основным питанием этим змеям, по его данным, служат мыши, вероятно, также ящерицы. Заканчивая статью, автор отмечает, что описанная гадюка распространена на юге России. В северных, богатых лесами местностях ее место занимает обыкновенная гадюка. По словам Христофа, было бы интересно узнать, где проходит граница распространения этих видов: там может быть выявлен переход между ними, возможно, путем скрещивания.

В «Материалах для географии и статистики России, собранных офицерами генерального штаба» упоминаются: обыкновенная гадюка *Vipera berus* в Костромской губернии Яном Крживоблоцким (1861), а змеи обыкновенная и черная (вероятно, обыкновенная гадюка светлой и темной форм) в Пермской губернии Х.И. Мозелем (1864).

Александр Александрович Штраух (рис. 18) – первый профессиональный российский герпетолог – публикует на русском языке работу, посвященную ядовитым змеям России (Штраух, 1868). Он заявляет,

что четыре вида гадюк из третьего тома «Zoographia Rosso-Asiatica» Палласа – *Vipera berus*, *V. prester*, *V. melanis* и *V. cherssea* – «основаны лишь на разностях обыкновенной гадюки» (с. 282). После появления «Зоографии» описана ядовитая змея *Pelias renardi* Христофом, которая, «без всякого сомнения, составляет лишь разность (по цвету) вида *Vipera berus*» (с. 282).



Рис. 18. Александр Александрович Штраух (1832–1893) и первая страница статьи «О ядовитых змеях, водящихся в России» (Штраух, 1868, с. 271)

«В европейской России гадюка эта встречается повсюду, начиная от северного берега Черного моря до полярного круга» (с. 288). Штраух выражает сомнение в достоверности обитания на территории России гадюки *Vipera cerastes*, относя эту змею к виду *V. persica*: «Эта редкая змея, которой до сих пор известно только два экземпляра, водится в Персии. К нашей фауне причисляю ее на основании авторитета Палласа. Палласа *Vipera cerastes*, если только действительно относилась к рогатым змеям, непременно должна принадлежать к этому виду, так как 3 другие рогатые змеи живут в Африке. Так как Паллас впрочем не сам видел этот вид, а узнал об нем только из изустных показаний доктора Вира, то легко может быть, что змея, о которой рассказывал Вир, принадлежала к виду *Vipera ammodytes* (хотя конечно у *V. ammodytes* роговидный отросток находится на кончике рыла, а не над глазом). Во всяком случае нахождение *Vipera persica* в пределах Российской империи остается очень сомнительным, тем более, что ни одному из новейших путешественников не удалось ее добыть в Арало-каспийских степях (в мнимом ее отечестве)» (Штраух, 1868, с. 291–292).

На немецком языке выходят обзор гадюк и монография о змеях Российской империи (Strauch, 1869, 1873), в которых, кстати, Штраухом также не признается видовая самостоятельность *renardi*. Эти и другие капитальные герпетологические публикации приносят широкую известность академику (1870), а также музею, директором которого он был (1879–1890). «Большой его заслугой явилось создание в Зоологическом музее (ныне – институте) Академии Наук богатейшей в стране герпетологической коллекции» (Герентьев, 1961, с. 8).

Точка зрения авторитетного герпетолога Штрауха, согласно которой описанная Христофом гадюка *Pelias renardi* относится к внутривидовым формам обыкновенной гадюки, принимается отечественными зоологами того времени. Так, Константин Константинович Пенго – зоолог из Харькова – писал: «Не могу не поблагодарить доктора А. Штрауха за то, что он причислил новый вид ядовитой змеи, открытой близ Сарепты неким г-м Христофом и описанный под именем *Pelias Renardi*, Christoph (Bullet. de Moscou. 1861, IV, p. 600), к разновидностям своего вида *Vipera berus*, L., как установленный преимущественно на цвете и рисунке» (Пенго, 1870, с. 2–3).

А.М. Никольский (1916) дает следующие пояснения к сложившейся таксономической ситуации: «Степная гадюка была описана Христофом (1861), но А.А. Штраух (1869) соединил этот вид с обыкновенной гадюкой *C. berus* L.; однако Буленже (1893) указал на то, что вид этот следует считать самостоятельным. Так как это было сделано только в 1893 году, то по этот год со времени выхода в свет *Sinopsis Viperiden* А.А.°Штрауха, не пытались различать эти два вида, поэтому оба они фигурируют как *C. berus*. В настоящее время не легко разобраться в том, какие указания относятся к одному виду, какие к другому» (с. 220).

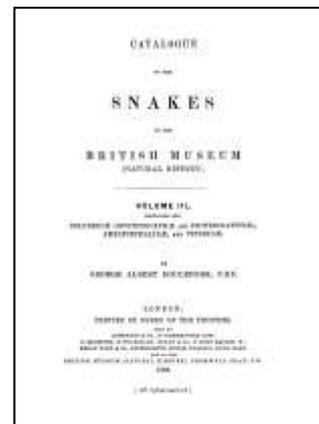


Рис. 19. Жорж Альберт Буланже (1858–1937) и титульная страница третьего тома «Каталога змей в Британском музее (естествознания)» (Boulenger, 1896)

Уточним, что Жорж (Джорж) Альберт Буланже (Буленджер или Буленже) – George Albert Boulenger (рис. 19) – выделял *Vipera renardi* как самостоятельный вид в третьем томе «Каталога змей в Британском музее (естествознания)» (Boulenger, 1896). К этому виду он относил музейные экземпляры из некоторых пунктов Волжского бассейна – в частности, из Сарепты и Саратова. Им отмечено, что у *V. renardi* морда заостренная, сверху плоская, с приподнятым краем, межчелюстной щиток контактирует с одной апикальной чешуйкой (р. 475), а у *V. berus* – морда закругленная и тупая, ее край изредка бывает немного приподнятым, межчелюстной щиток контактирует с двумя чешуйками, редко – с одной (р. 477).



Рис. 20. Карл Фёдорович Кесслер (1815–1881)

Известный российский зоолог Карл Фёдорович Кесслер (рис. 20) в одной из своих статей (1871) описывает сборы чешуйчатых рептилий геолога И.Б. Ауэрбаха на горе Большой Богдо в 1854 г. Называется, в частности, «гадюка обыкновенная» под биноменом *Pelias berus* (восточная степная гадюка): «Три экземпляра, из которых самый большой немного длиннее одного фута (0,3 м); все нормального сераго цвета с черно-бурою спинною полосою» (с. 75).

Леонид Павлович Сабанеев (рис. 21), российский зоолог, натуралист, в книге о позвоночных Среднего Урала (1874) пишет о гадюке *Vipera berus*, «что черные змеи встречаются исключительно в низменностях и что чем суше местность тем гадюка светлее или желтее и вместе ядовитее» (с. 182).

В своих кратких зоологических заметках известный ихтиолог Николай Аркадьевич Варпаховский (1862–1909), выпускник Казанского университета, дает сведения о фауне амфибий и рептилий Казанской (1884, 1885) и Нижегородской (1888а, б) губерний, называя и гадюку *Vipera berus*. Говоря о гадюках Казанской губернии, он считает более обычной черную форму, приуроченную к лесным низменным местностям; светлая же форма встречается в местностях безлесных, более высоких и сухих.



Рис. 21. Леонид Павлович Сабанеев (1844–1898)

Возможно, как Сабанеев, так и Варпаховский сообщают о гадюках обыкновенной и восточной степной.

Упоминание гадюки *Pelias berus* в Орловском уезде Вятской губернии имеется в работе Владимира Васильевича Белова (1887) о фауне данного уезда. Гадюка *Vipera berus* на территории Московской губернии отмечается Николаем Михайловичем Кулагиным (1860–1940) в некоторых его публикациях (1888а, б, 1892), во время выхода которых будущий профессор, член-корреспондент Российской академии наук и академик Белорусской академии наук занимал должности ассистента и хранителя Зоологического музея Московского университета, директора Московского зоопарка.

Леонид Константинович Круликовский (рис. 22), окончивший Казанский университет, занимаясь в основном энтомологией, в некоторых работах уделяет внимание змеям. В частности, в списке «гадов окрестностей г. Сарапуля» – родного города автора (сейчас Сарапул относится к Удмуртии, тогда он относился к Вятской губернии) – называются змеи: обыкновенный уж «*Tropidonotus Natrix Linn.*» и обыкновенная гадюка «*Pelias Berus Linn.*» (1888, с. 234). Автор отмечает: «Благодаря редкости гадов, народ почти не различает их между собою, смешивая даже ящериц со змеями, считает всех вообще крайне вредными и ядовитыми и придает всем общия названия: гад, гадина, змея, ящурка, уж и т. д.» (с. 234–235). Однако весной 1914 г., «благодаря небывало громадному разливу р. Камы», змеи появились в Сарапуле, сначала только в нижней части города, затем – в нагорной. Отмечено «более 20 случаев нахождения их на улицах, в садах, во дворах. Были и укусы людей», но без летальных или даже тяжелых последствий. Из принесенных в местный музей гадюк только один экземпляр оказался пестрым, остальные – черными (Круликовский, 1915, с. 6). В Малмыжском уезде Вятской губернии (ныне Кировская область) Круликовский обнаружил три вида змей, из которых обыкновенный уж и обыкновенная гадюка были распространены повсюду, а медянка найдена «в нескольких экземплярах близ г. Малмыжа» (1901, с. 2). Змеи этих же трех видов найдены Круликовским (1902) и в Уржумском уезде (Кировская область).

Михаил Дмитриевич Рузский (рис. 23), однокурсник Л.К. Круликовского, хранитель Зоологического музея Казанского университета, затем доцент, занимался изучением герпетофауны Казанской и смежных губерний в 1888–1893 гг. В небольшой работе «Результаты исследования земноводных и пресмыкающихся в Казанской губернии и местностях с нею смежных (Предварительный отчет Каз. Общ. Ест.)» Рузским (1894) приводится сводный список амфибий и рептилий, он включает в него и гадюку *Vipera berus*. По словам Рузского, гадюка обыкновенна по всем лесам Казанской губернии, лиственным и хвойным; встречались в основном черные гадюки, а «экземпляры сераго цвета с темной зигзаговидной полосой вдоль спины» попадались в редких случаях, причем в одном из них – «среди зарослей кустарника в оврагах и на склонах в Чистопольском у.» (Рузский, 1894, с. 6) – это может быть и восточная степная гадюка, которая тогда как вид не признавалась.



Рис. 22. Леонид Константинович Круликовский (1865–1920)

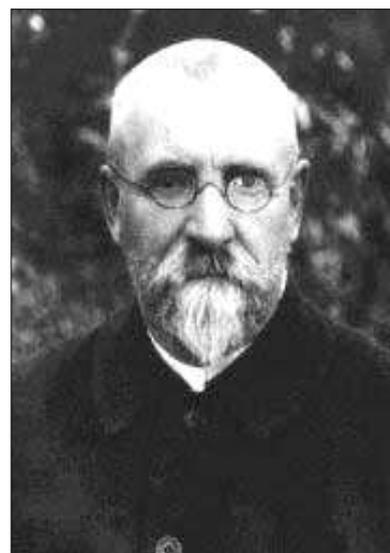


Рис. 23. Михаил Дмитриевич Рузский (1864–1948)

Преподаватель Оренбургского кадетского училища Николай Алексеевич Зарудный (рис. 24), занимавшийся в основном орнитологией, публикует очерк об амфибиях и рептилиях Оренбургского края (1896). В очерке упоминаются шесть видов змей, в том числе и гадюка «*Vipera berus*, Linn.» (с. 368). Она, пишет Зарудный (1896, с. 368), «принадлежит к наиболее обыкновенным змеям Оренбургского края». «Степные» гадюки (найденные в степных местностях) отличаются от «лесных» светлым цветом и хорошо выраженной зигзагообразной полосой на спине. Речь идет, скорее всего, о восточной степной и обыкновенной гадюках.

Борис Михайлович Житков (рис. 25) – зоолог, охотовед, популяризатор – в «Очерках природы среднего Поволжья» (1900) называет два вида змей (обыкновенный уж, обыкновенная гадюка), обитающих в пойме реки Алатырь. Им отмечаются в долине Алатыря различные цветовые формы обыкновенной гадюки – «то серая или коричневые разных оттенков с более темной ломаной полосой вдоль спины, то совершенно ровного черного цвета» (с. 10).

Большое внимание в публикации уделяется вопросам, относящимся к укусам гадюками человека и домашних животных.

В издании «Россия. Полное географическое описание нашего отечества. Настольная книга для русских людей» публикуются очерки под названием «Растительный и животный мир» со сведениями о змеях Волжского бассейна: во втором томе «Среднерусская черноземная область» (Семенов, Семенов, 1902), в третьем томе «Озерная область» (Ильин, 1900), пятом томе «Урал и Приуралье» (Гринецкий, Клюге, 1914), шестом томе «Среднее и Нижнее Поволжье и Заволжье» (Гаврилов, Ососков, 1901). В этих очерках упоминаются гадюки обыкновенная (*Vipera berus*, *Pelias berus*) и степная (*Vipera Renardi*).

В одном из разделов (Животные земноводные, 1901) второго тома «Справочной книги Пензенской губернии», изданного под редакцией В.П. Попова, приводится видовой список низших наземных позвоночных, в который включена змея «*Vipera Berus*— Гадюка или козюля».

Вильгельм Адольф (Василий Адольфович) Линдгольм (1874–1935), известный специалист по моллюскам, в статье о рептилиях Европейской России (Lindholm, 1902) касается одного из участков речного бассейна Урала на границе с бассейном Волги – Каргалинской степи (Оренбургская область). Здесь автор отмечает степную гадюку *Vipera renardi*, приводя данные об ее фенологии, биотопическом размещении, питании и врагах. Данные о степной гадюке из его статьи позже использованы в переработанных Францем Вернером «Земноводных и пресмыкающихся Альфреда Брема» (Земноводные и пресмыкающиеся..., 1914).

Возможно, на рубеже XIX и XX столетий бассейн Средней и Нижней Волги посещал, собирая здесь и данные о змеях, Александр Александрович Браунер (рис. 26) – разносторонний зоолог-систематик, зоогеограф и палеонтолог, автор определителя пресмыкающихся и земноводных Крыма и степной полосы

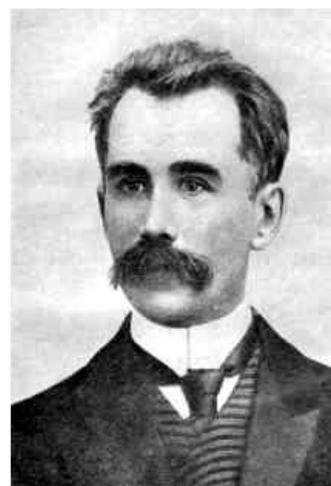


Рис. 24. Николай Алексеевич Зарудный (1859–1919)



Рис. 25. Борис Михайлович Житков (1872–1943)



Рис. 26. Александр Александрович Браунер (1857–1941)

Европейской России (1904). Во всяком случае, в Зоологическом музее Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (г. Киев) хранятся экземпляры змей из коллекции Браунера, пойманные в 1898–1905 гг. на нынешних территориях Республики Татарстан, Волгоградской, Самарской и Ульяновской областей, причем коллектором называется «А.А. Браунер» (Доценко, 2003, 2004). Хотя, может быть, хранящиеся в Киеве обыкновенный и водяной ужи, две медянки, обыкновенная и восточная степная гадюки из Среднего и Нижнего Поволжья не были добыты лично Браунером, а получены им от других коллекторов. Гадюка *Vipera berus* (черная) отловлена в июне 1899 г., в географическом пункте «Жегули Симб. губ.» (рис. 27) – этот пункт, в проекции на современное административно-территориальное деление, скорее всего, относится к Ставропольскому району Самарской области, если данным названием обозначается с. Жигули или горы Жигули. Гадюка *V. renardi* поймана в июле 1899 г., место сбора: «окр. Сарепты, полынно-глинистая пустыня» (рис. 28) – по-видимому, на типовой территории вида (бывшая немецкая колония Сарепта теперь находится в границах Красноармейского района г. Волгоград).



Рис. 27. Обыкновенная гадюка из коллекции А.А. Браунера [Зоологический музей Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (г. Киев): № 452/1457]



Рис. 28. Восточная степная гадюка из коллекции А.А. Браунера [Зоологический музей Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (г. Киев): № 438/1444]

В «Каталоге Зоологического отдела Пермского Музея» (1905) гадюки Волжского бассейна представлены единственным экземпляром: «*Vipera berus*. Гадюка обыкновенная черная. Окр. г. Перми» (с. 3).

В «Каталоге Казанского городского музея» (1909) к гадюкам, добытым в Волжском бассейне, относятся, как минимум, две: «45) **Гадюка**, *Vipera berus*, L. Местность: Казанской губ., Раифская пустынь, близ деревни Белой-Безводной» (с. 3) и «52) **Гадюка**, *Vipera berus*, Lin. Местность: Казанск. уез., деревня Белая. Доставил Пр. А.А. Штукенберг» (с. 4).

Многие из приведенных выше данных о гадюках использованы Александром Михайловичем Никольским (рис. 29) в первых сводках по низшим наземным позвоночным России (1902, 1905, 1907, 1916).

Он родился в Астрахани. До поступления в Петербургский университет (1877) некоторое время он жил в Казани. Своим учителем Александр Михайлович считал Модеста Николаевича Богданова (1841–1888), известного русского орнитолога и зоогеографа, памяти которого посвятил свою докторскую диссертацию (1889). С 1895 г. Никольский заведовал отделением ихтиологии и герпетологии Зоологического музея Академии наук в Петербурге. В 1903 г. он переехал в Харьков, где стал профессором и академиком Украинской академии наук.

Никольским уточняются диагностические признаки степной и обыкновенной гадюк. Так, он (Никольский, 1916) в разделе «Сравнительные заметки» из видового очерка *Coluber renardi* пишет: «Г. Царевский указывает следующее отличие *C. renardi* от *C. berus*. У *C. renardi* ноздря расположена в нижней части носового щитка, а у *C. berus* в середине щитка. При проверке этого признака оказалось, что в действительности по большей части это бывает так, как подметил г. Царевский, однако далеко не всегда. Правда, я не находил *C. berus* с ноздрей в нижней части щитка, но среди типичных *C. renardi* попадаются экземпляры, у которых ноздря в середине щитка» (с. 218).



Рис. 29. Александр Михайлович Никольский (1858–1942) и титульная страница сводки «Пресмыкающиеся и земноводные Российской Империи»

Заметим, что речь здесь идет о первом заведующем отделом герпетологии Зоомузея Академии наук в Петербурге – Сергее Федоровиче Царевском (1887–1971), описавшем ряд новых для науки форм змей, в том числе и сахалинскую гадюку, признаваемую сейчас либо самостоятельным видом – *Vipera sachalinensis*, либо подвидом обыкновенной гадюки – *V. berus sachalinensis*.

В «Географическом очерке Пермской губернии» Иван Яковлевич Кривощёков (рис. 30), географ и историк, приводит сведения о распространении ужей и гадюк, которые «встречаются в самых северных уездах, как, напр., Чердынском, Соликамском, не говоря о южных» (1904, с. 24). В «Каталоге Зоологического отдела Пермского Музея» (1905) публикуются сведения о хранящихся в музее экземплярах пресмыкающихся, в числе последних называется гадюка обыкновенная «*Vipera berus*» (черная), пойманная в окрестностях Перми (с. 3).



Рис. 30. Иван Яковлевич Кривощёков (1854–1916)

Сергей Иванович Огнёв (1886–1951), известный териолог, будучи еще студентом Физико-математического факультета Московского университета, публикует статью «Материалы для фауны зверей, птиц и гадюк юго-восточной части Орловской губернии» (1908). Он отмечает на юго-востоке губернии гадюку *Vipera berus* двух «вариететов» (типичную – бурую с желтой зигзагообразной полосой – форму и одноцветно-черную *V. b. prester*).

В материалах для Саратовского областного агрономического совещания (Юго-восток Европейской..., 1911) указываются для юго-востока Европейской России «обычная» гадюка и присоединяющаяся к ней в восточной степи *V. renardi*. А.Н. Рождественским (1913) упоминается гадюка в описании Костромской губернии.

Леонид Дмитриевич Мориц (1886–1938) в одной из своих публикаций (1916а) сообщает о том, что в Жигулевских горах Самарской губернии он в 1901 г. наблюдал в

большом количестве гадюк. В публикации Морица помещен фотоснимок обыкновенной гадюки черной формы.

Николаем Сергеевичем Щербиновским (1891–1964) в «Дневниках Самарской природы 1916 года» описывается ночная встреча гадюки в июне месяце на территории нынешнего Октябрьского района г. Самара (Щербиновский, 1919).

По периодизации Л.Я. Боркина (2003а), уже к этапу институционального роста (1921–1964 гг.) периода советской герпетологии относится написанный Н.Н. Кузнецовым очерк о животном мире – с упоминанием обыкновенной гадюки – из книги «Географическое описание Татарской С.С. Республики» (1922).

В работах по низшим наземным позвоночным все больше внимания уделяется их экологии. В 1924 г. выходит статья Владимира Алексеевича Хлебникова (1858–1934) – организатора Астраханского заповедника – с информацией о питании и потребителях змей Астраханского края. В 1925 г. появляется очерк С.Н. Горбачева, посвященный позвоночным животным Орловского края и содержащий информацию об экологических особенностях змей – обыкновенного ужа и обыкновенной гадюки, черная разновидность которой «встречается сравнительно редко». «К числу недостоверных представителей» офидофауны региона Горбачевым отнесена степная гадюка (с. 424–425).

Публикуется сводка Павла Амфилохевича Дрягина (1926) по рептилиям и амфибиям Вятского края (в старых границах Вятской губернии). Обыкновенная гадюка *Coluber berus berus* найдена во многих уездах, в том числе и на территории нынешней Удмуртии. Все гадюки – кроме молодых – были черными, с желтым концом хвоста. Отмечены гадюки в лесах, иногда в лугах, недалеко от лесов и кустарника, а «в редких случаях и недалеко от селений» (с. 120). Сообщается о случае, когда женщина 30–32 лет умерла после укуса гадюки в ногу, и о других случаях укусов гадюками людей и животных. Перечисляются применяемые в Вятском крае меры помощи пострадавшим от гадюк: перевязка конечности выше места укуса, высасывание яда из ран, пользование водкой, прикладывание жабы к укушенному месту, закапывание укушенной конечности в землю, надевание шерстяного чулка, прыгание в воду немедленно после укуса, смазывание нагретым топленым коровьим маслом, смазывание настойкой йода.

В. Румянцев (1926) перечисляет места встреч гадюки обыкновенной в Костромском и Галичском уездах Костромской губернии. Называются характерные для нее биотопы. Отмечается, что гадюки черной вариации *Coluber berus var. prester* встречаются в тех же местах, где и типичная форма *C. b. berus*.

В книге «География Башкирии...» О. Мироновой (1926) упоминается «ядовитая гадюка» (с. 19). В географическом очерке Сызранского уезда Ульяновской губернии (Рыжков, [1926]) сообщается о том, что в уезде «водятся: гадюка, медянка уж» (с. 25).

А.В. Шестаков (1926), описывая фауну Ярославской губернии, отмечает обыкновенную гадюку *Vipera berus*. Согласно приведенным данным, за 1921–1924 гг. отмечено 95 случаев укусов людей гадюками. Дается распределение по уездам, по волостям Ярославского уезда, а также по месяцам (с мая по сентябрь).

Н.В. Ильинским (1928) упоминается гадюка при описании природы Вологодского края. А. Белизин



Рис. 31. Иван Сергеевич Башкиров (1900–1980) с сыном Алексеем Ивановичем Башкировым и женой Фатимой Ибрагимовной Терегуловой. 12 декабря 1935 г., г. Майкоп

(1929) призывает – при описании животного мира Череповецкого округа – уничтожить гадюку всевозможными способами.

Летом 1924 г. Иван Сергеевич Башкиров (рис. 31) обнаруживает в Крестьянском лесу – местности близ устьевого участка Камы (ныне Спасский район Республики Татарстан) – степную гадюку и в кратком сообщении (1929а; рис. 32) приводит некоторые сведения по ее морфологии и экологии. Отмеченная Башкировым точка является подтверждением предположения А.М. Никольского (1916, с. 222) о распространении степной гадюки северней Нижнего Поволжья: «Возможно, что этот вид доходит и до степей южной части Казанской губернии». Другое краткое сообщение Башкирова (1929б) – из того же выпуска трудов студенческого научного кружка «Любители природы» в г. Казани – представляет описание воздействия на степных гадюк и обыкновенных ужей катастрофического весеннего половодья 1926 г. в окрестностях Спасска.

Е.И. Орловым и Б.К. Фенюком (1927) в июле-августе 1926 г. при обследовании приморской полосы, примыкающей к западным берегам устья Волги, встречены 8 видов змей, в том числе степная гадюка *Coluber renardi*. Е.И. Орлов (1928), пересекая летом 1927 г. Калмыцкую степь от правого волжского берега в западном направлении примерно на широте Астрахани, отметил и здесь данный вид.

В статье С.А. Предтеченского (1928) по фауне тетрапод Тамбовского края (последний захватывал не только территорию современной Тамбовской области, но и нынешние территории Мордовии и Пензенской областей) называются в качестве редкой гадюка степная *Coluber renardi*, в качестве обыкновенных – гадюка обыкновенная *C. berus berus*, гадюка черная *C. b. prester*.

В 1928 г. Павел Людвигович Аммон (1895–1944) публикует список амфибий и рептилий Тульской губернии. К пресмыкающимся, достоверно населяющим губернию, он относит гадюку обыкновенную *Coluber berus*. Во время Великой Отечественной войны Павел Людвигович, как и многие немцы, был выслан в Казахскую ССР, где встретил смерть.

Александр Александрович Першаков (1875–1943) в небольшой заметке, опубликованной в «Известиях Казанского института сельского хозяйства и лесоводства» (1929), вероятно, одним из первых предлагает охранять и использовать для биологического регулирования численности вредителей леса земноводных и пресмыкающихся. В 1983 г. в Йошкар-Оле публикуется его статья, взятая из фондов научно-краеведческого музея, о пресмыкающихся и земноводных Марийской АССР.

Третий выпуск «Краеведческого сборника» Общества изучения Ульяновского края содержит информацию о встречах гадюк в окрестностях сел Шишовка (Лазарев, 1928) и Морга (Ястребов, 1928). Первое село ныне относится к Кузнецкому району Пензенской области, второе – к Дубенскому району Республики Мордовия.

Валерианом Семёновичем Бажановым (1907–1984) в списке «гадов», собранных в 1928 г. на территории Бузулукского и Пугачевского уездов бывшей Самарской губернии (Бажанов, 1930), указываются гадюки двух видов. Гадюка степная *Coluber renardi* отмечена в качестве редкого вида в Бузулукском уезде и обыкновенного вида в степи Пугачевского уезда, а гадюка обыкновенная *C. berus* – в качестве редкого вида в лесу и только в Бузулукском уезде. Уточним, что территория Бузулукского уезда в настоящее время относится к ряду западных районов Оренбургской области и восточных районов Самарской



Рис. 32. Первая страница краткого сообщения «О степной гадюке (*Coluber renardi* Christ.) в Татарской Республике» (Башкиров, 1929а, с. 143)

области, а территория Пугачевского уезда – к южным районам Самарской и северо-восточным районам Саратовской областей.

Борис Аркадьевич Красавцев (рис. 33) публикует в германском журнале «Zoologischer Anzeiger» заметку с описанием формы «*sphagnosa* var. *nova*» обыкновенной гадюки, добытой летом 1932 г. на торфяном болоте в Ивановской области (Krassawzeff, 1932). Эта форма характеризуется темной спиной без зигзагообразной полосы и преобладанием оранжево-красных тонов в окраске нижней части тела. В настоящее время ее название сведено в синонимы *Vipera berus berus*. В кандидатской диссертации Красавцева (1938) «Исследование питания амфибий и рептилий» использованы материалы по питанию змей из Волжского бассейна. Из 20 с лишним желудков обыкновенных гадюк, добытых в окрестностях Владимира, четыре желудка оказались с пищей: в одном желудке – слизень (*Arion* sp.), в другом – молодая обыкновенная полевка, еще в двух – по одной живородящей ящерице.



Рис. 33. Борис Аркадьевич Красавцев (1909–1943)

И.Б. Волчанецкий и Н.П. Яльцев (1934), изучая орнитофауну Приерусланской степи, отмечают в качестве обыкновенного вида гадюку степную *Coluber renardi*.

В 1935 г. публикуются и материалы по изучению герпетофауны Бузулукского бора Петра Артемьевича Положенцева (1890–1982), в которых отмечается обыкновенная гадюка на южной границе ареала, и выходит статья Юрия Михайловича Ралля (1907–1965) о древней степи Бесь-Чохо в Волжско-Уральских песках, где в 1934 г. удалось обнаружить степную гадюку.

Также в 1935 г. выходят итоги обработки сборов Чувашской экспедиции 1926–1928 гг. Павла Викторовича Терентьева (рис. 34), будущего заведующего (1954–1965) кафедрой зоологии позвоночных Ленинградского государственного университета, широко известного специалиста по систематике и географическому распространению земноводных и пресмыкающихся. Он приводит метрические и меристические признаки самца *Vipera berus berus* типичной окраски (с зигзагообразной полосой) и данные о размерах 7 яиц (видимо, вырезанных из самки).

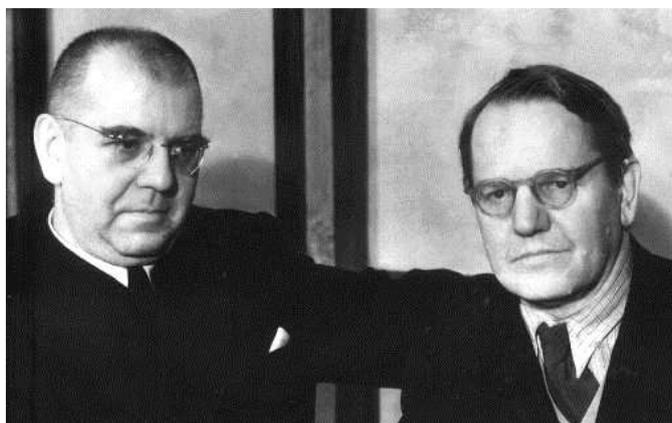


Рис. 34. Павел Викторович Терентьев (1903–1970) и Сергей Александрович Чернов (1903–1964)

Раздел о пресмыкающихся и земноводных в первом томе «Животного мира СССР» (1936) содержит краткую информацию о распространении и ландшафтной приуроченности змей в Волжском бассейне. Автором этого раздела выступил заведующий отделом герпетологии Зоологического института АН СССР Сергей Александрович Чернов (см. рис. 34), знаток герпетофауны не только СССР, но и Евразии в целом.

М.А. Емельянов в своей популярной книге о Жигулях (1936) упоминает гадюк, медянку и ужа. В главе о пресмыкающихся и земноводных (Положенцев, 1937, 1941), вошедшей в книгу «Животный мир Среднего Поволжья (полезные и вредные животные)», отмечаются «гадюка обыкновенная, или козюлька» и гадюка степная.

В 1938 г. Евгений Семёнович Птушенко (рис. 35) опубликовал первый список амфибий и рептилий Мордовского заповедника, включающий два вида змей (обыкновенный уж, обыкновенная гадюка).

В очерке «Растительный и животный мир Архангельской и Вологодской областей» И.М. Иванова и Ф.Н. Петрова (1938) отмечается повсеместное распространение живородящей ящерицы и гадюки.

В работе Ильи Ильича Барабаша-Никифорова (рис. 36) (Барабаш, 1939) описаны амфибии и рептилии Кададинского лесничества Пензенской области, в том числе гадюка обыкновенная.

Николаем Владимировичем Шибановым (рис. 37), возглавлявшим герпетологический отдел Зоомузея МГУ с 1932 по 1947 г., в третьем томе «Жизни животных по Брэму» публикуется сводка о змеях с информацией и из Волжского бассейна (Шибанов, 1939). К сожалению, осталась неопубликованной статья Шибанова «О фауне земноводных и пресмыкающихся Калининской области», ныне Тверской области, вероятно, уже утерянная (Дунаев и др., 2003).

В заметке В.А. Кизерицкого (1939) приводится список офидиофауны Жигулей из шести видов, причем обыкновенный уж и медянка относятся им к широко распространенным в европейской части СССР видам, обыкновенная гадюка – к северным видам, водяной уж и степная гадюка – к южным, узорчатый полоз – к юго-восточным.

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

Ярослав Николаевич Даркшевич (1913–1993) с соавторами описывают Бузулукский бор, отмечая и обитающую в нем обыкновенную гадюку (Даркшевич и др., 1940).

По результатам исследований, проведенных в 1935–1939 гг. на Валдайской возвышенности, гадюка обыкновенная отнесена к видам, которые обычны и широко распространены на Валдае (Гумилеский, 1941).

В 1941 г. выполняется кандидатская диссертация Алексея Сергеевича Мальчевского (1915–1985) о позвоночных животных полевых полос Заволжья, где приводится список амфибий и рептилий Тимашевских лесных полос, которые сейчас относятся к Кинель-Черкасскому району Самарской области, в частности, диссертантом отмечается обыкновенная гадюка. Эти материалы опубликованы в 1947 г.

Первая сводка по герпетофауне Башкирии публикуется П.А. Положенцевым и М.Г. Ханисламовым (1942). В этой работе называются гадюки обыкновенная и степная. Первая, по словам авторов (с. 146), «встречается более всего на Южном Урале, встречена также и в долине р. Демы под Уфой», вторая – «на южных обезлесенных склонах гор Южного Урала (заповедник) и в степных местностях (юго-западная часть Башкирии)».



Рис. 35. Евгений Семёнович Птушенко (1888–1969)



Рис. 36. Илья Ильич Барабаш-Никифоров (1894–1980)



Рис. 37. Николай Владимирович Шибанов (1903–1960)

В 1942 г. выходит и книга о фауне позвоночных животных Горьковской области (Пузанов и др.), переизданная в 1955 г. Во втором издании уделяется внимание не только распространению, но и экологии трех видов змей области (обыкновенная гадюка, обыкновенный уж и медянка), с учетом специфики именно описываемой территории. В обоих изданиях главы с информацией о змеях написаны Иваном Ивановичем Пузановым (рис. 38).

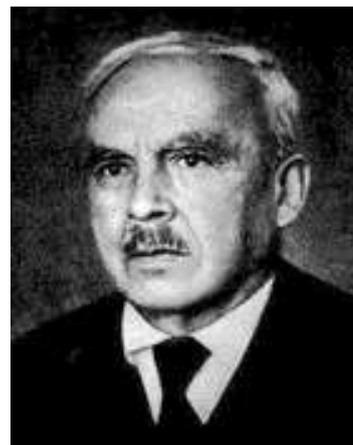


Рис. 38. Иван Иванович Пузанов (1885–1971)

В 1947 г. публикуются «Заметки по биологии рептилий в бассейне Шексны» Н.К. Верещагина и И.М. Громова. Авторы в августе 1946 г. посетили Череповецкий залив Рыбинского моря на участке Вичелево–Веретье в Мяксинском районе Вологодской области. После закрытия Ярославской плотины в 1941 г. здесь образовалось водохранилище. Гадюка обыкновенная осталась «частым» видом на участках, прилегающих к Череповецкому заливу. Авторами описано «перераспределение популяции гадюк, зимовавших на незатопленных участках правобережья р. Шексны» (с. 71).

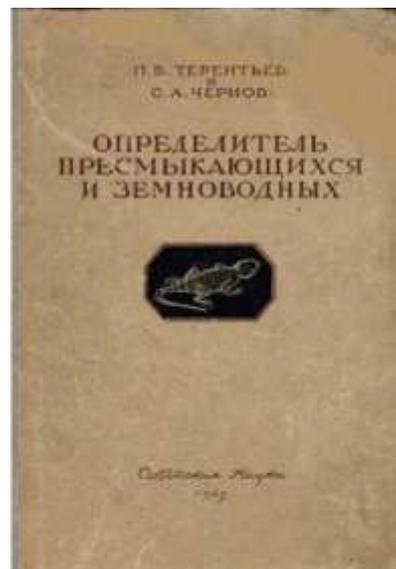
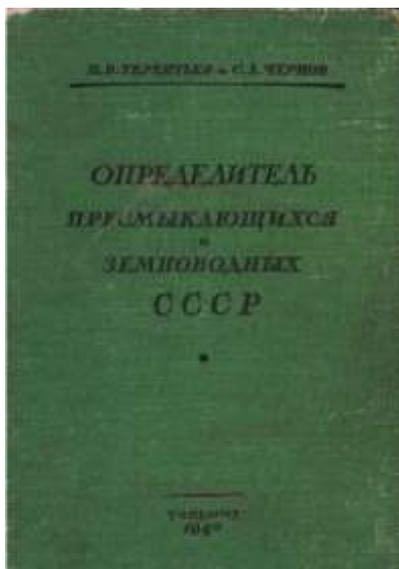


Рис. 39. Обложки определителей земноводных и пресмыкающихся СССР (Терентьев, Чернов, 1936, 1940, 1949)

Информация обо всех видах офидиофауны Волжского бассейна содержится в определителе П.В. Терентьева и С.А. Чернова (1949), как и в предыдущих изданиях этой книги (1936, 1940) (рис. 39).

В 1949 г. выходит одна из первых послевоенных сводок научно-популярного характера, описывающих фауну отдельных регионов, – работа В.А. Попова и А.В. Лукина «Животный мир Татарии (позвоночные)». В этой сводке, позднее дважды переизданной, раздел «Пресмыкающиеся» (Попов, 1949; Гаранин, 1971б, 1988) содержит очерки четырех видов змей (уж обыкновенный, медянка, гадюки обыкновенная и степная) с краткими данными по их экологии.

В 1950 г. появляется статья Нины Александровны Косаревой (рис. 40) о рептилиях юга Сталинградской (ныне Волгоградской) области, где отмечается гадюка степная.

В 1951 г. публикуется несколько работ, связанных с природой отдельных областей – Молотовской (ныне Пермской) (Николаев, 1951), Чкаловской (ныне Оренбургской) (Райский, 1951) – и Урала в целом (Шварц и др., 1951). Все эти работы затрагивают гадюк. В том же 1951 г. издается книга «Природа Куйбышевской области» (ныне Самарская область), где в одном из разделов, который написан Е.М. Снигиревской, упоминается гадюка обыкновенная. Из работ общего характера, но касающихся гадюк Волжского бассейна, надо отметить очерки С.А. Чернова в III и IV томах «Животного мира СССР» (1950, 1953б). В публичной лекции «Животный мир Орловской области» (Цееб, 1951) сообщается, что здесь достоверно обитает обыкновенная гадюка, а также возможно нахождение степной гадюки. Гадюки затрагиваются в книге, посвященной физико-географическому описанию Среднего Поволжья (Мильков, 1953), и в «эконом-географическом очерке» Куйбышевской области (Александрова, 1953). Материалы о биологии и экологии обыкновенной гадюки в Дарвинском заповеднике приводятся в публикациях (1953, 1956) Миры Львовны Калецкой (рис. 41). Выходят работы А.П. Райского (1954, 1956) и Я.Н. Даркшевича (1953, 1954, 1956), где называются населяющие Чкаловскую (Оренбургскую) область и Бузулукский бор виды змей.

В работе группы зоологов во главе с В.А. Поповым о фауне поймы Волги и Камы до ее затопления водами Куйбышевского водохранилища (1954) имеются данные об экологии и фенологии обыкновенной гадюки, встречавшейся на надлуговой террасе и незаливаемых гривах центральной поймы.

В статье С.А. Чернова (1954) дается эколого-фаунистический обзор змей юга Волжско-Уральского междуречья. Однако оригинальные сведения автора относятся в основном к бассейну нижнего течения Урала. Как обитающие в бассейне Нижней Волги им указываются: песчаный удавчик, обыкновенный и водяной ужи; желтобрюхий, узорчатый и четырехполосый полозы, ящеричная змея и степная гадюка.

Публикуются материалы по офидиофауне Московской (Соболевский, 1956), Пензенской (Раджуweit, 1955) и Пермской (Чазов, 1956) областей, Казахстана (Параскив, 1956), Башкирской (Положенцев, Кучеров, 1957) и Марийской (Ефремов, 1957) автономных республик. Выходит 3-е издание монографии «Спячка животных» (Калабухов, 1956), где описываются результаты многолетних (1949–1953 гг.) фенологических наблюдений на Черных землях Астраханской области за змеями пяти видов. В.И. Горцев (1958) сообщает, что в лесах Мордовии встречаются гадюка *Vipera berus berus*. И.С. Туров (1958) в статье, посвященной наземным позвоночным речных пойм Волжского бассейна, относит обыкновенную гадюку к факультативным пойменникам Верхней и Средней Волги. В научно-популярной сводке С.С. Гайниева (1959) «Позвоночные животные Ульяновской области» называются змеи трех видов (гадюка, обыкновенный уж и медянка, или гладкий уж). М.Г. Сорокин (1959) в книге «Животный мир Калининской области» (ныне Тверской области), а



Рис. 40. Нина Александровна Попова (Косарева) (1921–2009)



Рис. 41. Мира (Мариам) Львовна Калецкая (1920–2013)

П.В. Плесский (1960) в книге «Природа Кировской области» публикуют сведения о региональной герпетофауне, в том числе и об офидиофауне. Гадюка обыкновенная отмечается в лесонасаждениях Орловской области (Бодренков, 1961).

Выходит сводка (Mertens, Wermuth, 1960), посвященная амфибиям и рептилиям Европы, которая содержит и некоторые сведения о змеях Волжского бассейна, касающиеся их синонимии, распространения, видового определения, типовых территорий.

Змеи Волжского бассейна затрагиваются в учебнике «Герпетология» (Терентьев, 1961), допущенном Министерством высшего и среднего специального образования СССР в качестве учебного пособия для государственных университетов. В 1962 г. издаются книги Л. Зеленовой и М.Е. Кунакова о животном мире Калужской области, Б.С. Кубанцева (рис. 42), В.Я. Уваровой и Н.А. Косаревой о животном мире Волгоградской области. В последней книге затрагиваются 8 видов змей, населяющих Волгоградскую область, в частности, сообщается, что в ее северной части встречается обыкновенная гадюка.

В 1963 г. появляется брошюра Б.Н. Смирновского о ядовитых змеях Казахстана. В 1964 г. публикуются статья Б.С. Кубанцева и Н.А. Косаревой с информацией об экологии степной гадюки у Волго-Донского канала, «Определитель позвоночных животных Тамбовской области» (Будниченко и др.), а также выходит книга о природе Челябинской области с разделом «Животный мир», написанным В.И. Огороковым и включающим видовые очерки обыкновенной и степной гадюк.



Рис. 42. Борис Сергеевич Кубанцев (1924–2003)

В октябре 1964 г. в Ленинграде по инициативе П.В. Терентьева проводится герпетологическая конференция, впоследствии получившая название Первой Всесоюзной герпетологической конференции. Сборник ее материалов под названием «Вопросы герпетологии» (1964) содержит отрывочную информацию о гадюках Волжского бассейна в тезисах доклада В.И. Гаранина и доклада С.Л. Перешкольника. Первая Всесоюзная герпетологическая конференция и создание Герпетологического комитета, председателем которого в 1964–1966 гг. был П.В. Терентьев, составили веху, с которой начинается этап расцвета периода советской герпетологии (Боркин, 2003а).

Обыкновенная гадюка упоминается в книгах «Леса и их обитатели» (Строков, Дмитриев, 1966), «Животный мир Чувашии» (Олигер и др., 1966), а также в статье В.И. Гаранина и В.А. Ушакова (1969) при анализе воздействия на амфибий и рептилий Куйбышевского водохранилища за первые 10 лет его существования.

Чан Кьен (1967) в своей кандидатской диссертации о систематике и экологии обыкновенной гадюки использует полевой материал, собранный им в Дарвинском заповеднике.

В 1969 г. выходит из печати вторая часть четвертого тома «Жизни животных», посвященная амфибиям и рептилиям (раздел, посвященный гадюковым змеям, написан А.Г. Банниковым и Н.Н. Дроздовым), а в 1971 г. – справочник-определитель Банникова и соавторов «Земноводные и пресмыкающиеся СССР». В обоих этих изданиях использованы материалы из бассейна Волги.

В.А. Савинов (1969) приводит данные об экстенсивности и интенсивности заражения мезоцеркариями трематоды *Alaria alata* гадюки обыкновенной в Калининской (ныне Тверской) и Вологодской областях. Материалы по экологии и паразитологии ящериц и змей в Волгоградской области публикуются Г.С. Марковым, Н.А. Косаревой и Б.С. Кубанцевым (1969); в этих материалах находят отражение результаты исследований степных гадюк с побережья Волго-Донского канала. О встречах двух видов змей (обыкновенный уж и

обыкновенная гадюка) в пределах г. Уфа пишет М.Г. Баянов (1969). Видовые очерки гадюки обыкновенной, медянки и ужа обыкновенного включает раздел «Пресмыкающиеся», написанный В.К. Жарковой (1971), из книги о животном мире Рязанской области. В сборнике «Природа Удмуртии» (1972) Г.П. Приезжев приводит сведения о трех видах змей, в том числе гадюке обыкновенной.

Находки позднекайнозойской офидиофауны, включающие остатки гадюк, начинают исследоваться в Волжском бассейне В.П. Суховым (1972б, 1978).

В 1973 г. проходит Третья Всесоюзная герпетологическая конференция, и в сборнике «Вопросы герпетологии» (1973) публикуются авторефераты докладов, которые имеют отношение к гадюкам Волжского бассейна: З.В. Беловой о территориальном распределении обыкновенной гадюки в Дарвинском заповеднике, О.П. Богданова о ядовитых змеях СССР и А.М. Болотникова с соавторами о распространении и сезонной активности амфибий и рептилий Пермской области.

Зоя Васильевна Белова публикует статьи, посвященные экологии обыкновенной гадюки в бассейне Верхней Волги (1974, 1975, 1976).

Охраны и использования змей касается работа В.И. Гаранина (1975) в сборнике «Охрана природы и биоценология», во втором выпуске этого сборника помещена статья об экологии обыкновенной гадюки (Гаранин, 1977а). В сборнике «Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир» Гараниным (1976) опубликована обзорная работа о роли амфибий и рептилий в питании позвоночных животных. В данной работе называются 57 видов позвоночных (рыбы – 4, амфибии – 3, рептилии – 3, птицы – 36, млекопитающие – 21), которые обитают в Волжско-Камском крае и питаются змеями. При этом потребителями обыкновенной гадюки являются 22 вида, степной гадюки – 13. Книга «Животный мир Башкирии» содержит составленные В.И. Гараниным (1977б) краткие очерки пяти видов змей (сюда входят два вида гадюк).

Р.А. Девишев (1976) отмечает в числе позвоночных Саратовской области 7 видов змей, включая гадюк обыкновенную и степную. Обыкновенная гадюка, по словам Девишева, встречается здесь в двух расцветках: серо-стального цвета с контрастной ломаной спинной полосой и сплошной черной окраски. Степная гадюка – коричневого цвета с очень темной ломанной полоской на спине.

В материалах Четвертой Всесоюзной герпетологической конференции (Вопросы герпетологии, 1977) публикуются работы З.В. Беловой о динамике численности обыкновенной гадюки в Дарвинском заповеднике, В.И. Гаранина о герпетофауне антропогенного ландшафта (включая гадюк), Р.А. Ламброса и А.Д. Недялкова о производстве яда гадюки обыкновенной без изъятия змей из природы, В.В. Турьевой о распространении амфибий и рептилий в Коми АССР, В.М. Чхиквадзе и В.П. Сухова о земноводных и пресмыкающихся из четвертичных отложений Красного Бора (р. Кама).

Выходит монография В.П. Шарпило «Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР» (1976), позже (1980) им защищается докторская диссертация по данной теме. В монографии и диссертации обобщены сведения о гельминтах гадюк и по Волжскому бассейну.

Данные о змеях Волжского бассейна используются в «Определителе земноводных и пресмыкающихся фауны СССР» (Банников и др., 1977) (рис. 43), а также во втором издании «Жизни животных», где амфибиям и рептилиям целиком отведен пятый том (1985). Сборник «Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне»



Рис. 43. Обложка «Определителя земноводных и пресмыкающихся фауны СССР» (Банников и др., 1977)

(1978) включает статью В.М. Шапошникова о животных Куйбышевской области, нуждающихся в особой охране, к которым он относит обыкновенную и степную гадюк. Информация о медянке, уже обыкновенном и гадюке обыкновенной приводятся М.Е. Кунаковым в книге «Животный мир Калужской области» (1979).

Можно сказать, что в 1980-е гг. изучение гадюк в Волжском бассейне несколько оживляется.

Змеи Горьковской области затрагиваются в кандидатской диссертации о микроэлементах в организме низших наземных позвоночных С.А. Шарыгина (1980), в частности, отмечается исчезновение обыкновенной гадюки в черте Горького.

Биологии обыкновенной гадюки посвящаются материалы, представленные к Третьему Всесоюзному совещанию «Вид и его продуктивность в ареале» Валерием Алексеевичем Ушаковым (рис. 44). Им (Ушаков, 1980) приводятся данные о половозрастной структуре, питании, суточной активности, полиморфизме, результатах мечения гадюк из «очага» на северо-востоке Горьковской области. Обыкновенная гадюка относилась к любимым объектам этого зоолога-тетраполога. Валерий Алексеевич, окончив биологический факультет Горьковского университета (1960), получил назначение в Дагестан. Он работал зоологом отдела особо опасных инфекций Кизлярского отделения Дагестанской противочумной станции Министерства здравоохранения СССР. В 1963 г. Ушаков поступил в аспирантуру Биологического НИИ при Казанском университете. После окончания аспирантуры он остался работать в Волжско-Камском заповеднике, на базе которого им выполнялась диссертационная работа, сначала в качестве старшего научного сотрудника, а затем – заместителя директора по научной работе. В 1967



Рис. 44. Валерий Алексеевич Ушаков (1938–2003)

г. им защищена кандидатская диссертация «Влияние Куйбышевского водохранилища на изменение фауны позвоночных животных и процесс становления прибрежных биогеоценозов». В 1970 г. Ушаков возвратился в Горький и работал в своей «alma mater» (ассистентом кафедры зоологии, старшим преподавателем, доцентом, заведующим этой кафедрой, доцентом кафедры экологии), более 30 лет являясь и бессменным куратором биологической секции городского научного общества учащихся. До своего последнего года жизни он постоянно выезжал со школьниками в летние экологические лагеря и экспедиции.

В материалах Пятой Всесоюзной герпетологической конференции (Вопросы герпетологии, 1981) публикуются авторефераты докладов З.В. Беловой о результатах мечения обыкновенной гадюки в Дарвинском заповеднике, А.В. Быкова о фауне и распределении амфибий и рептилий в окрестностях Джаныбекского стационара, В.И. Ведмедери о подвидах степной гадюки в СССР, В.И. Гаранина о роли амфибий и рептилий в антропогенном ландшафте, Г.А. Лады о линьке и сезонной активности питания обыкновенной гадюки в Тамбовской области, А.С. Соколова о перемещении обыкновенной гадюки.

Выходят работы с данными об офидиофауне отдельных регионов – Самарской Луки (Баринов, 1982), Удмуртской (Приезжев, Попова, 1983) и Марийской АССР (Ефремов, 1984), Пермской области (Литвинов, 1984, 1989), в том числе охраняемых территорий (Шошева, 1985; Гаранин, Загидуллин, 1985), о динамике численности в антропогенном ландшафте и возможностях сохранения низших наземных позвоночных, включая змей (Тертышников, Гаранин, 1984; Гаранин, 1989).

В 1982 г. Василий Андреевич Киреев (рис. 45) защищает кандидатскую диссертацию по теме «Земноводные и пресмыкающиеся Калмыкии». С именем этого герпетолога связано полномасштабное изучение герпетофауны Калмыкии. В 1957 г. он поступил на спортфак Ставропольского пединститута, однако на втором курсе серьезно заболел, и ему пришлось перевестись на естественно-географический факультет. Окончив в 1963 г. институт,

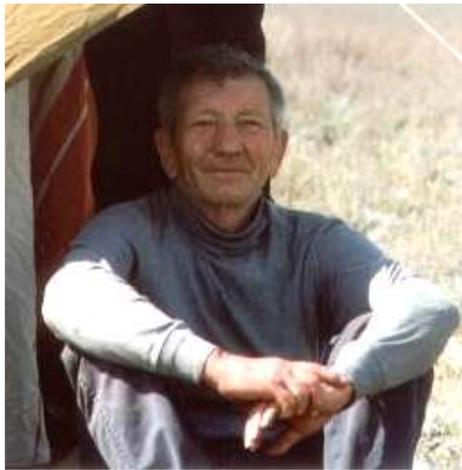


Рис. 45. Василий Андреевич Киреев (1937–2003) и обложка книги «Животный мир Калмыкии. Земноводные и пресмыкающиеся» (Киреев, 1983)

Василий Андреевич работал лаборантом в Московском университете, учителем биологии в сельской школе Ставропольского края, ассистентом в Калмыцком пединституте. В 1969 г. он поступил в целевую аспирантуру в Зоологический институт АН СССР к ведущему герпетологу Советского Союза Илье Сергеевичу Даревскому (1924–2009). После окончания аспирантуры Киреев устроился зоологом на Элистинскую противочумную станцию, где и проработал весь оставшийся до пенсии период. Информация, изложенная в упомянутой выше диссертации, была частично опубликована Василием Андреевичем в монографии (Киреев, 1983), содержащей видовой очерк степной гадюки.

В Горьковском госуниверситете издается написанное Б.Н. Орловым, Л.Б. Гелашвили и В.А. Ушаковым учебное пособие «Ядовитые животные и их яды» (1982) с информацией, имеющей отношение к гадюкам Волжского бассейна.

В 1983 г. выходит монография В.И. Гаранина (рис. 46), посвященная земноводным и пресмыкающимся Волжско-Камского края, к офидиофауне которого отнесены гадюка степная и гадюка обыкновенная. В этой монографии наряду с материалами по другим низшим наземным позвоночным (история изучения, история фауны, биология, экология, возможности использования и охраны) приводятся сведения и о гадюках.



В авторефератах докладов Шестой Всесоюзной герпетологической конференции (Вопросы герпетологии, 1985) приводятся данные о биотопическом распределении и численности степной гадюки в Северо-Западном Прикаспии (Бобров), об использовании климаграмм в герпетологических исследованиях на примере обыкновенной гадюки (Божанский), о систематике гадюк рода *Pelias* (Ведмедеря), уничтожении гадюк кабанами в Татарии (Гаранин, Загидуллин), распространении и экологии обыкновенной гадюки в Тульской области (Миллер и др.), биотопическом размещении и численности обыкновенной гадюки в Башкирском заповеднике (Шошева).

Публикуется учебное пособие М.С. Горелова и К.П. Ланге (1985) «Охрана животного мира Куйбышевской области», которое содержит краткую информацию о населяющих область змеях шести видов. Выходят методические рекомендации

Рис. 46. Обложка монографии «Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края» (Гаранин, 1983)

«Охраняемые земноводные и пресмыкающиеся Вологодской области» (Киселев, 1986) с данными об экологии обыкновенной гадюки. Появляется учебное пособие «Методика полевых исследований экологии амфибий и рептилий» (Шляхтин, Голикова, 1986), в котором дается краткая характеристика степной и обыкновенной гадюк.

В 1986 г. Анатолий Тимофеевич Божанский (рис. 47) защищает кандидатскую диссертацию по теме «Биология, охрана и рациональное использование обыкновенной и кавказской гадюк». В диссертации нашли отражение результаты учетов обыкновенных гадюк из Волжского бассейна [Московская, Ярославская, Новгородская, Калининская (ныне Тверская), Вологодская области]. Для анализа особенностей сезонной активности и размножения обыкновенной гадюки в зависимости от температурных условий в качестве модельного участка Анатолием Тимофеевичем использовался Дарвинский заповедник. До диссертационной защиты Божанский, окончив естественно-географический факультет Московского областного педагогического института им. Н.К. Крупской (1971), работал в Центральной лаборатории охраны природы Минсельхоза СССР [в 1978 г. переименована в Центральную научно-исследовательскую лабораторию, в 1979 г. преобразована во Всесоюзный научно-исследовательский институт охраны природы и заповедного дела (ВНИИприрода) при Минсельхозе СССР]. После присвоения ему ученой степени кандидата биологических наук Анатолий Тимофеевич изучает распространение и экологию гадюк в бассейне не только Верхней, но и Нижней Волги: в частности, им – в соавторстве с коллегами – публикуются данные о биотопической приуроченности и обилии восточной степной гадюки в Астраханской области (Божанский, Никеров, 1994; Божанский, Польшова, 1995). В 1994 г. он увольняется из ВНИИприрода и переходит на преподавательскую работу: сначала работает в Российском государственном аграрном заочном университете (в 1994–1998 гг. – доцент кафедры экологии и охотоведения, в 1998–2003 гг. – заведующий этой кафедрой), затем преподает в Московской сельскохозяйственной академии им. К.А. Тимирязева (2003–2007 гг. – доцент кафедры зоологии). В Красной книге Российской Федерации Божанский (2001) опубликует видовой очерк гадюки Никольского *Vipera nikolskii*, сократив в своем очерке ее распространение на территории Волжского бассейна по сравнению с описанием данного вида (Ведмедеря и др., 1986).

Можно заметить, что в этом описании Валерий Иосифович Ведмедеря (рис. 48) и соавторы указали, что, по их исследованиям, гадюка Никольского распространена «к югу от линии: Канев–Курск–Тамбов–Бузулук (западнее и восточнее не найдена)» (с. 84). Авторами видового описания допущено ошибочное, по словам Ведмедери, указание пункта «Бузулук» вместо «Бугульма». Систематическое положение гадюки Никольского вызвало дискуссию среди исследователей офидиофауны Поволжья. По поводу ее таксономического ранга было высказано несколько точек зрения (самостоятельный вид, подвид или внутривидовая форма номинативного подвида обыкновенной гадюки).



Рис. 47. Анатолий Тимофеевич Божанский (1948–2007)



Рис. 48. Валерий Иосифович Ведмедеря (1946–2008)

В сборнике «Амфибии и рептилии заповедных территорий» появляются сводные данные об офидиофауне заповедников РСФСР (Боркин, Кревер, 1987). Выходит из печати «Каталог герпетологической коллекции института зоологии АН КазССР» (Брушко, Кубыкин, 1988), в котором имеется информация о змеях, добытых в Волжско-Уральском междуречье.

В 1989 г. выходят в свет материалы рабочего совещания по герпетофауне Москвы и Московской области (8–10 ноября 1987 г., г. Москва) «Земноводные и пресмыкающиеся Московской области». Конкретные материалы о гадюке обыкновенной приводятся в сообщениях: В.Ф. Орловой и А.Т. Божанского «Коллекции земноводных и пресмыкающихся Московской области, хранящиеся в Зоологическом музее Московского государственного университета», Е.А. Дунаева и Н.П. Харитоновой «Экологические заметки по фауне земноводных и пресмыкающихся Московской области», А.В. Огнева и Ю.М. Лаптикова «Распространение и некоторые особенности экологии обыкновенной гадюки, *Vipera berus*, в Московской области», М.Я. Войтехова и соавторов «Короткие заметки о фауне земноводных и пресмыкающихся Москвы и Московской области», Д.В. Семенова и О.А. Леонтьевой «К состоянию герпетофауны Москвы», С.Л. Перешкольника и О.А. Леонтьевой. «Многолетние наблюдения за изменением герпетофауны Приокско-террасного государственного заповедника», В.В. Боброва «Распространение пресмыкающихся в Московской области». Б.С. Кубанцев и Н.Н. Колякин (рис. 49) на Всесоюзном совещании по проблеме кадастра и учета животного мира докладывают результаты 25-летних эколого-фаунистических исследований пресмыкающихся в северных районах Нижнего Поволжья, по результатам которых здесь отмечено 8 видов змей – обыкновенный и водяной ужи, желтобрюхий, узорчатый и четырехполосый полозы, медянка, а также обыкновенная и степная гадюки.

Издаются авторефераты докладов Седьмой (последней) Всесоюзной герпетологической конференции (Вопросы герпетологии, 1989). Материалы по гадюкам Волжского бассейна содержатся в сообщениях З.В. Беловой о повторных встречах в природе меченых гадюк, В.И. Гаранина о динамике герпетофауны Приказанья и А.С. Соколова о линьке половозрелых самцов обыкновенной гадюки в условиях Тамбовской области.

В издательстве «Высшая школа» выходит справочное пособие для студентов «Ядовитые животные и растения СССР», написанное авторами, работающими в г. Горький (Орлов и др., 1990). В этой книге к ядовитым змеям из фауны Волжского бассейна относятся три вида переднеборозчатых змей (обыкновенная и степная гадюки, обыкновенный щитомордник) и два вида заднеборозчатых (обыкновенная медянка и обыкновенная ящерица).

В 1990 г. издается книга «Природа Куйбышевской области», в которой раздел о земноводных и пресмыкающихся, написанный Михаилом Степановичем Гореловым (1938–1998), содержит очерки 6 видов змей, населяющих нынешнюю Самарскую область. В бюллетене «Самарская Лука» в 1991 г. публикуется статья В.И. Гаранина и соавторов о позвоночных р. Шешмы, в числе которых отмечена и гадюка обыкновенная, а в 1992 г. публикуются две статьи, относящиеся к гадюкам Самарской области: одна (автор Горелов) посвящена низшим наземным позвоночным, нуждающимся в охране (из змей – это водяной уж, узорчатый полоз и степная гадюка), другая статья (Горелов и соавторы) – состоянию популяции гадюки обыкновенной.

В последнем десятилетии XX в. изучение змей Волжского бассейна продолжается, несмотря на резкое ухудшение условий деятельности вузов и особенно научных учреждений. Появляется цикл кандидатских диссертаций, посвященных рептилиям или конкретно змеям



Рис. 49. Николай Николаевич Колякин (1959–1995)

Волжского бассейна. Выпускница Дамасского университета (Сирия) Худа Авад Аль-Завахра разрабатывает и защищает тему «Змеи Татарстана» (1992). Роман Авенирович Юшков представляет на защиту исследование герпетогеографического характера «География и экология амфибий и рептилий Камского Приуралья (Пермской области)» (1997). Алексей Владиленович Павлов, соединяя исследования в природе с наблюдениями в условиях серпентария, выступает на защите с работой «Эколого-морфологическая характеристика обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) в зависимости от условий естественной и искусственной среды» (1998). Анна Юрьевна Гусева защищает диссертацию «Амфибии и рептилии Ивановской области» (1998) с рекомендациями по охране обыкновенной гадюки. Андреем Геннадьевичем Бакиевым на базе исследований в бассейне Средней Волги и экспериментальных работ в серпентарии защищается тема «Эколого-фаунистическое исследование змей Среднего Поволжья, экологические основы охраны офидиофауны и рационального использования ядовитых видов в регионе» (1998). Тимур Николаевич Хилков в своей диссертации «Экспериментальная экология обыкновенной гадюки *Vipera berus* L.» (1998) использует гадюк из Ивановской области. Диссертационная работа «Пресмыкающиеся Республики Башкортостан» (1999) представляется на защиту Винером Фаритовичем Хабибуллиним. Александр Геннадьевич Борисовский составляет первую сводку по батрахо- и герпетофауне Республики Удмуртия и защищает диссертационную работу под названием «Экология земноводных и пресмыкающихся Удмуртии: распространение, распределение, питание» (2000).

В 1995 г. появляется Красная книга Республики Татарстан с видовыми очерками медянки, обыкновенной и степной гадюк (Гаранин, 1995б). В 1996 г. выходит из печати Красная книга Саратовской области, включающая гадюку степную (Шляхтин, 1996). В 1998 г. появляются Красная книга Московской области со всеми тремя видами местной офидиофауны – медянкой, обыкновенным ужом (Леонтьева, 1998а, б) и обыкновенной гадюкой (Леонтьева, Харитонов, 1998); Красная книга Республики Коми, также со всеми видами местных змей – обыкновенным ужом и обыкновенной гадюкой (Ануфриев, 1998а, б). Публикуется проект регионального списка рептилий Красной книги Астраханской области, вероятно, с ошибочным включением в него гадюки Никольского (Божанский, Польшова, 1998б). Составляется список нуждающихся в охране земноводных, пресмыкающихся и млекопитающих Ставропольского района Самарской области, куда попадает гадюка Никольского (Вехник, Саксонов, 1998). В Красную книгу Тамбовской области заносятся гадюки Никольского и степная (Соколов, Лада, 2000). Выходят материалы о гадюках заповедников: «Черные земли» (Букреева, 1998), «Шульган-Таш» (Лоскутова, 1998), Астраханского (Реуцкий, 1999).

Из обзорных (по отдельным регионам Волжского бассейна) работ, затрагивающих гадюк и опубликованных в последнем десятилетии XX в., можно назвать: методическое пособие Л.Н. Воронова и Н.П. Воронова «Животный мир Чувашии» (1993), работу Э.В. Гавлюка, А.В. Давыгоры и В.Н. Руди (1993) о позвоночных Оренбургской области, книги о позвоночных Ульяновской области (Абрахина и др., 1993; Назаренко и др., 1999, 2000), статью «Материалы к атласу рептилий Астраханской области» (Божанский, Никеров, 1994), книгу Р.А. Юшкова и Г.А. Воронова «Амфибии и рептилии Пермской области (предварительный кадастр)» (1994), книгу «Животный мир Башкортостана» (1995), монографию В.М. Ануфриева и А.В. Бобрецова (1996), посвященную низшим наземным позвоночным европейского Северо-Востока России, методическое пособие А.Г. Бакиева и А.Л. Маленева «Пресмыкающиеся Среднего Поволжья» (1996), статью В.Г. Табачишина с соавторами (1996) о морфометрической дифференциации и таксономическом статусе змей Саратовской области, методические рекомендации «Земноводные и пресмыкающиеся Пензенской области» О.А. Ермакова (1997), обзор герпетофауны бассейна реки Вишеры (Колобаев, 1998), обзор ихтио- и герпетофауны заповедника «Приволжская лесостепь», сделанный впервые П.В. Павловым (1999б), статью Н.А. Литвинова и С.В. Ганзук (1999б), в

которой приведены материалы по экологии змей Пермской области, методическое пособие «Земноводные и пресмыкающиеся Нижегородской области», составленное М.В. Пестовым и соавторами (1999а), учебно-справочное пособие «Земноводные и пресмыкающиеся Подмоскovie» Е.А. Дунаева (1999), методическое пособие В.А. Кузнецова, В.С. Вечканова и А.Б. Ручина (2000) «Амфибии и рептилии Мордовии», работу В.И. Гаранина, И.Я. Егорова и Г.А. Рябовой (2000) «Животный мир Восточного Закамья».

Периодизация Боркина (2003а) развития отечественной герпетологии заканчивается постсоветским периодом. Он начинается в 1990-е гг., после распада СССР, и характеризуется печальным распадом прежних внутрисоюзных связей, падением активности или даже исчезновением ряда герпетологических центров и групп в бывших советских республиках. В книге «Ядовитые змеи» С.В. Кудрявцев и С.В. Мамет (1998) пишут: «Со времени распада Союза, в пределах его бывших границ, произошли многочисленные и существенные изменения, касающиеся не только политики и экономики, но и всех остальных сфер человеческой деятельности. В рассматриваемой нами сейчас области с сожалением приходится констатировать:

- распад имевшейся системы сбора статистической информации по укусам ядовитых змей;
- разрушение многолетних межреспубликанских связей между институтами и специалистами в области изучения змеиной опасности;
- сокращение объемов исследовательских и научно-практических работ в этой области во всех субъектах бывшего СССР;
- распад существовавшей системы специализированных серпентариев и закрытие большинства из них...» (с. 5).

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

Надо заметить, что в конце 1990-х гг. опубликованы сводные работы, относящиеся к герпетофауне Европы (Atlas of amphibians..., 1997), бывшего СССР (Ананьева и др., 1998) и России (Орлова, Семенов, 1999). В этих работах использованы данные о гадюках, населяющих Волжский бассейн.

Позднекайнозойская офидиофауна на территории бассейна Волги изучается В.Ю. Ратниковым (1998а, б, 1999, 2001а, б), защитившем докторскую диссертацию (2001в) о позднекайнозойских земноводных и чешуйчатых пресмыкающихся Восточно-Европейской равнины. На основе диссертации публикуется первая крупная обобщающая работа (Ратников, 2002), посвященная позднекайнозойским ископаемым остаткам земноводных и чешуйчатых пресмыкающихся Восточно-Европейской равнины, в том числе и гадюк.

В 2000 г. Саратовским госуниверситетом начато издание выпусков сборника научных трудов (с 2007 г. – научного журнала) «Современная герпетология», в котором выходит ряд статей и кратких сообщений, содержащих данные о гадюках Волжского бассейна. Одним из основателей «Современной герпетологии» был Евгений Владимирович Завьялов (рис. 50), работавший в Саратовском университете, доктор биологических наук (2005), профессор (2006), автор многочисленных публикаций по исследованию гадюк Нижнего Поволжья.



Рис. 50. Евгений Владимирович Завьялов (1968–2009)

В декабре 2000 г. в Пушкино проходит Первый съезд Герпетологического общества имени Александра Михайловича Никольского, сборник материалов съезда издается в 2001 г. под тем же названием («Вопросы герпетологии»), что и сборники Всесоюзных герпетологических конференций (1964–1989 гг.). В сборнике публикуются сообщения с материалами по гадюкам Волжского бассейна (Бакиев и др.; Ганщук; Ганщук и др.; Гаранин; Гусева; Завьялов, Табачишин; Маннапова, Пестов; Павлов А., Бакин; Павлов П.; Пестов, Маннапова; Соколов; Шапошников и др.; Шляхтин и др.).

Общество им. А.М. Никольского образовано в 1991 г. (на учредительном съезде в Пушкино) во главе с президентом Ильей Сергеевичем Даревским. Решение о создании общества принято в 1989 г. на Седьмой Всесоюзной герпетологической конференции в Киеве, общество утверждено при РАН в 1993 г.

После Первого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского, в 2001–2002 гг., выходят из печати работы с материалами по гадюкам Волжского бассейна: книга «Амфибии и рептилии Нижегородской области» (Пестов и др., 2001); монографическая сводка по фауне рептилий Башкортостана (Хабибуллин, 2001); учебное пособие «Животные Прикамья» с разделом о рептилиях Пермской области (Юшков, Литвинов, 2001); учебное пособие «Герпетология» в двух частях (Гаранин, Павлов А., 2001, 2002); библиография по земноводным и пресмыкающимся Волжского бассейна В.И. Гаранина и А.Г. Бакиева (2002); пособие А.В. Павлова и Р.И. Замалетдинова (2002) с



Рис. 51. Светлана Анатольевна Калябина-Хауф (1975–2012)

характеристикой змей Татарстана и прилежащих территорий; сборник «Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги» (2002). В последней работе содержатся данные о гадюках Нижегородской (Пестов и др.), Пензенской (Ермаков и др.), Самарской (Бакиев, Файзулин), Ульяновской (Кривошеев и др.) и Владимирской (Мурграф и др.) областей, республик Мордовия (Астрадамов и др.) и Татарстан (Галеева и др.). Публикуются работы С.А. Калябиной (рис. 51), посвященные филогении и систематике гадюк, включая обитающих в Волжском бассейне (Kalyabina u. a., 2002; Калябина и др., 2003; Joger et al., 2003; Kalyabina-Hauf et al., 2004).

В 2002 г. защищены три кандидатские диссертации, в которых уделяется внимание гадюкам Волжского бассейна: Владимир Александрович Кривошеев защищает тему «Эколого-фаунистическая характеристика низших наземных позвоночных Ульяновской

области и рекомендации по сохранению их разнообразия» (2002б), Александр Александрович Кириллов – «Гельминты пресмыкающихся Среднего Поволжья (фауна, экология, биоиндикация)», Елена Германовна Накаренок – «Экологические аспекты формирования герпетофауны северного Прикаспия и тенденции ее современного развития». В 2003 г. защищены две кандидатские диссертации, которые содержат информацию о гадюках, населяющих Волжский бассейн: Миры Каплановны Ждоковой «Эколого-морфологический анализ фауны амфибий и рептилий Калмыкии» и Андрея Николаевича Пескова «Гадюки (*Serpentes, Viperidae, Vipera*) Волжского бассейна: фауна, экология, охрана и прикладное значение»; в 2004 г. – еще две: Марка Валентиновича Пестова «Эколого-фаунистическая характеристика и проблемы охраны амфибий и рептилий Нижегородской области» и Ирины Евгеньевны Табачишиной «Эколого-морфологический анализ фауны рептилий севера Нижнего Поволжья».

Заканчивая исторический обзор, отметим, что за последние 10 лет резко растет количество публикаций, в которых затрагиваются гадюки Волжского бассейна: издается почти столько же работ, сколько за все предыдущие годы. Ограничимся перечнем защищенных кандидатских диссертаций с оригинальными данными о гадюках региона: «Экологическая интерпретация палеофаунистических материалов (на примере голоценовых местонахождений наземных позвоночных Башкирского Южного Урала)» (Сатаев, 2005); «Земноводные и пресмыкающиеся Республики Мордовия: распространение, распределение, трофические связи и состояние охраны» (Рыжов, 2007); «Эколого-генетическая характеристика гадюковых змей (*Reptilia, Viperidae*) в Нижнем Поволжье и на сопредельных территориях» (Ефимов, 2008; рис. 52); «Ретроспективная характеристика голоценовых сообществ земноводных и пресмыкающихся западного макросклона Южного Урала» (Яковлева, 2009); «Статистический анализ влияния некоторых абиотических факторов на температуру тела пресмыкающихся Пермского края» (Четанов, 2010); «Популяционные особенности ядовитого секрета обыкновенной гадюки *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) в Волжском бассейне» (Зайцева, 2011); «Градиент биотопических условий в экологии видов офидиофауны центральной части Волжско-Камского края» (Петрова, 2011); «Восточная степная гадюка *Vipera renardi* в Волжском бассейне: морфология, распространение, термобиология, питание, свойства яда» (Ширяева, 2011); «Видовой состав и биологические особенности чешуйчатых Волгоградской области» (Гордеев, 2012).



Рис. 52. Роман Вячеславович Ефимов (1981–2012)

Глава 2

К ИСТОРИИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ ГАДЮК ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА

Историю формирования региональной фауны можно отнести к числу наиболее сложных и фундаментальных проблем, над решением которых работают зоологи. Не случайно постоянно высказываются гипотезы о местах появления и флуктуациях границ ареалов тех или иных видов. Для обоснования гипотез формирования фауны гадюк Волжского бассейна все шире привлекаются палеонтологические, геологические и молекулярно-генетические данные (Бакиев и др., 2007), которые не всегда удается согласовать между собой. Между тем, любые биогеографические и филогенетические (или филогеографические) построения должны не противоречить палеонтологическим находкам, а подтверждаться ими.

К сожалению, палеонтологическая информация весьма специфична и отрывочна. Что же касается ископаемых остатков гадюк с территории Волжского бассейна, то они пока известны только из неоплейстоценовых отложений. Всю более раннюю историю можно предполагать, лишь основываясь на находках в других регионах.

Древнейшие остатки *Viperidae* происходят из раннего миоцена Западной Европы и раннего миоцена Таиланда (Szyndlar, Rage, 2002). Принадлежность западноевропейских образцов к подсемейству *Viperinae* не достоверна, но к семейству гадюковых они относятся несомненно. Таиландская находка не была описана в деталях и, поэтому ее определение тоже вызывает сомнения. Древнейшие находки *Viperidae* в Новом Свете и Африке несколько моложе (Szyndlar, Rage, 1999, 2002).

С конца раннего миоцена *aspis*-подобные и восточные гадюки (*Macrovipera*, *Daboia*) были важными компонентами европейской миоцен-плиоценовой фауны. Поскольку их появление в Европе связывают с миграцией с востока (Szyndlar, Rage, 1999, 2002), то миновать Волжский бассейн они, скорее всего, не могли.

Из украинского местонахождения Грицев (начало позднего миоцена) происходят древнейшие достоверные остатки ямкоголовой змеи (*Crotalinae* gen. et sp. indet.), диагностированной по верхнечелюстной кости (Ivanov, 1999). Это пока и единственная находка представителя этого подсемейства в Европе.

Появление мелких гадюк подрода *Pelias* в Восточной Европе, видимо, произошло раньше, чем в Западной: на Украине известны несколько местонахождений позднемиоценового возраста, тогда как в Западной Европе эти гадюки обнаруживаются лишь в плейстоцене (Szyndlar, 1991; Szyndlar, Rage, 1999). Палеонтологи (Ivanov et al., 2000) предположили, что мелкие гадюки подрода *Pelias* могли появиться первоначально в Восточной Европе еще в начале позднего миоцена около 11–10 млн. лет назад, а значительно позже (в раннем плиоцене) – в Центральной (5,3–3,4 млн. лет назад). По молекулярным данным мелкие гадюки отделились от комплекса *V. ammodytes* 8,2 (5,1–11,8) млн. лет назад (Ferchaud et al., 2012). Если верно определение В.М. Чхиквадзе (1985), идентифицировавшего *Vipera (Pelias)* в ранне- и среднемиоценовых осадках Зайсанской впадины, то инвазия также могла идти с востока, и представители этого подрода могли появиться в Волжском бассейне уже в среднем миоцене. Причем наиболее вероятно, что мелкие гадюки могли занимать более западные территории только после вымирания там *aspis*-подобных гадюк, так как их современное географическое распространение перекрывается в весьма незначительной степени (Szyndlar, Rage, 1999). Однако отсутствие находок остатков гадюк миоценового, плиоценового и эоплейстоценового возраста на территории европейской России не позволяет подтвердить это предположение документально.

Изучение неоплейстоценовой истории гадюк уже может опираться на палеонтологические материалы. Однако их специфика заставляет предварительно сделать ряд пояснений. Прежде всего, следует заметить, что видовую идентификацию по

ископаемым костям удастся осуществить далеко не всегда. Это зависит от ряда причин. Во-первых, от того, какой скелетный элемент встречен. Дело в том, что в скелете змей, как и других позвоночных, определимыми до вида являются лишь некоторые кости, тогда как другие обладают значительно меньшей изменчивостью и одинаковы у всех представителей рода, семейства или даже отряда. Во-вторых, ископаемые кости редко сохраняются целиком: обычно они в той или иной степени повреждены, у них разрушены какие-то элементы, важные для диагностики, что снижает возможности идентификации костей. В-третьих, бывает, что у палеонтолога не хватает современного сравнительного материала для уверенного определения, либо он вообще отсутствует.

Поэтому в палеонтологических определениях широко используется так называемая открытая номенклатура. На примере обыкновенной гадюки познакомимся с наиболее часто употребляемыми обозначениями.

Vipera berus – обозначение кости, уверенно определенной до вида.

Vipera cf. berus – кость повреждена, но сохранившиеся элементы указывают на принадлежность её к указанному виду. Употребление вставки «cf.» (сокращение от слова «conformis» – похожий) выражает сомнения, вызванные лишь неполной сохранностью кости.

Vipera aff. berus Употребление вставки «aff.» (от «affinis» – родственный) указывает на наличие каких-то морфологических отличий, но на данный момент не ясно, являются ли они вариантом изменчивости указанного вида, либо это другой вид.

Различия в написании открытой номенклатуры обуславливают различия в интерпретации материала. Определения со вставкой «cf.» полностью отождествляются с указанным видом, и при обобщениях они рассматриваются вместе. Например, при указании количества остатков вида в местонахождениях, а также при оценке географического или стратиграфического распространения вида учитываются как уверенно идентифицированные, так и определенные через «cf.». Определения же со вставкой «aff.» с указанным видом не отождествляются и рассматриваются отдельно.

Vipera sp. – кость определена только до рода (sp. – сокращение от «species» – вид).

Viperidae indet. = Viperidae gen. indet. – кость определена до семейства (indet. – сокращение от «indeterminate» – неопределимый, gen. – «genus» – род).

Скелеты почти всех современных змей состоят лишь из черепа и осевого скелета (позвоночника с ребрами) (рис. 53). Только у ложноногих имеются рудименты задних конечностей и тазового пояса (Гуртовой и др., 1978). Черепа состоят из очень тонких костей, которые из-за хрупкости обычно ломаются в процессе захоронения и поэтому редко обнаруживаются в местонахождениях. Позвонки змей довольно массивны и при этом многочисленны, что способствует их сохранению в ископаемом состоянии. Однако все они имеют множество важных для идентификации тонких отростков (см. рис. 53), которые, чаще всего, разрушаются при захоронении. По этой причине, большая часть ископаемых змеиных позвонков не может быть определена до вида. Позвонки представителей группы «европейских гадюк» (sensu Szyndlar, 1991), к которой относятся и гадюки подрода *Pelias* из рода *Vipera*, населявшие в позднем кайнозое территорию Волжского бассейна, отличаются особой ажурностью. Вдобавок к этому, нужно заметить, что даже хорошо сохранившиеся позвонки различных видов гадюк настолько слабо отличаются друг от друга, что видовая идентификация их оказывается весьма трудным делом. Наметившаяся в последние годы тенденция придания видового статуса прежним внутривидовым формам еще больше усложняет определение ископаемого материала. Специальное сравнение позвонков *Vipera berus berus* и *V. b. nikolskii*, а также *V. renardi* и *V. ursinii* [населяющий Волжский бассейн вид *V. renardi* до недавнего времени продолжал признаваться подвидом *V. u. renardi* некоторыми зоологами (Кузьмин, Семенов, 2006; Глаголев и др., 2008)] не проводилось, и в ближайшее время вряд ли кто-нибудь сможет их отличить, если эти отличия вообще имеются. Поэтому идентификацию ископаемых позвонков как *Vipera berus* и *V. ursinii* следует понимать в

широком смысле – гадюки, относящиеся к комплексу видов *Vipera berus*, и гадюки, относящиеся к комплексу видов *V. ursinii*.

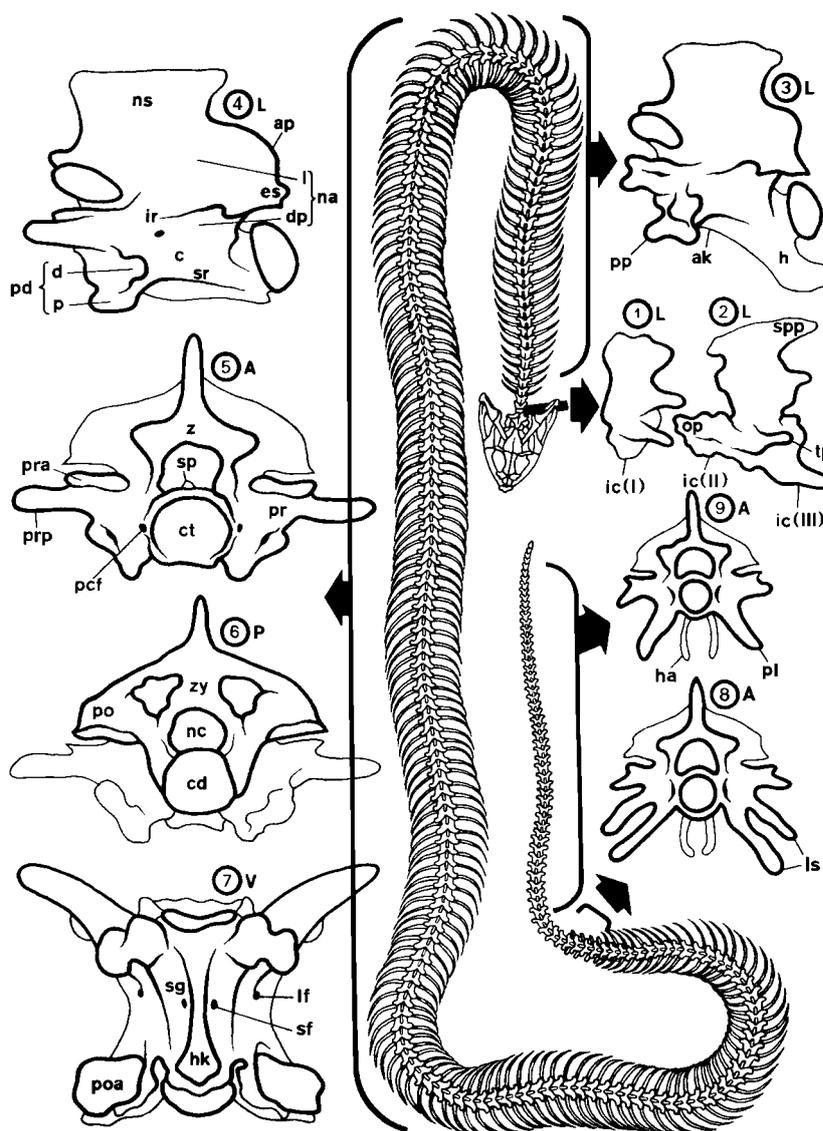


Рис. 53. Строение позвонков змей (Szyndlar, 1984):

1 – атлас, 2 – эпистрофей, 3 – шейный позвонок, 4–7 – туловищный позвонок, 8 – клоакальный позвонок, 9 – хвостовой позвонок, ак – передний киль, ар – птерофиз, с – тело позвонка, cd – кондилус, ct – котилус, d – диапофиз, др – нисходящая часть невральной дуги, es – эпизигапофизальный шип, h - гипапофиз, ha – гемапофиз, hk – гемальный киль, ic (I, II, III) – интерцентр (I, II, III), ir - интерзигапофизальный гребень, l – ламина, lf – латеральное отверстие, ls – лимфапофиз, na – невральная дуга, nc – невральная дуга, ns – невропофиз, ор – зубовидный отросток, p – парапофиз, pcf – паракотиллярное отверстие, pd – парадиапофиз, pl – плевропофиз, ро – постзигапофиз, roa – постзигапофизальная сочленовная поверхность, pp - парапофизальный отросток, пр – презигапофиз, пра – презигапофизальная сочленовная поверхность, prp - презигапофизальный отросток, sf – субцентральный желоб, sg – субцентральный желоб, sp – субневральный отросток, spp – спинальный отросток, sr – субцентральный гребень, tp – поперечный отросток, z – зигосфен, зу – зигантр; А – спереди, L – сбоку, P – сзади, V – снизу

Все туловищные позвонки гадюковых змей несут гипапофизы, аналогично позвонкам *Natricinae* и *Elapidae*. Их отличие заключается в следующем: гипапофизы почти прямые (не сигмоидные); задняя часть невральная дуги сжата дорзовентрально; более длинные и ориентированные вентрально парапофизальные отростки; более короткие тела позвонков (Szyndlar, 1991) или, иными словами, относительно более крупные котиллюс и кондиллюс (Ратников, 2002).

В составе семейства *Viperidae* ныне выделяется несколько родов (Ананьева и др., 2004), причем представителей мелких «европейских гадюк», в том числе и *Vipera (Pelias)*, на основании изучения только позвонков невозможно отличить от *Gloydius* (Rage, 1984; Szyndlar, 1988, 1991). Но черепные кости плейстоценовых гадюк в Европе находились, а щитомордников – нет. Кроме этого, современные ареалы всех видов *Gloydius* не охватывают Европу, за исключением единичных находок на ее самом востоке (Ананьева и др., 2004). Поэтому европейские находки ископаемых гадюк будут относиться к *Viperinae*, пока не будут встречены достоверные остатки *Crotalinae*.

Туловищные позвонки двух комплексов видов гадюк, населяющих территорию Волжского бассейна ныне и обитавших здесь в позднем кайнозое, имеют очень тонкие отличия, которые трудно обнаружить на фоне внутривидовой изменчивости. Особенно это касается поврежденных ископаемых экземпляров. Поэтому видовые определения гадюк в той или иной мере сомнительны. Тем не менее, иногда удается провести более или менее обоснованную диагностику «палеонтологических» видов.

Морфологические особенности позвонков *Vipera berus* (рис. 54) соответствуют описанию, данному в литературе (Szyndlar, 1984). Тело позвонка цилиндрической формы, удлиненное. Гипапофизы загнуты назад, могут несколько выдаваться за уровень кондиллюса. Передний киль сильно расширяется перед котиллярным ободом, иногда уплощен. Субцентральные гребни и желоба могут присутствовать только в передней части *centrum*. Невральная дуга сильно сдавлена дорзовентрально. Неврапофиз низкий. Зигосфен слабо выпуклый или прямой спереди и трехраздельный сверху. Постзигапофизальные сочленовные поверхности округлой формы, презигапофизальные – овальные. Презигапофизальные отростки короткие, уплощенные дорзовентрально, суживающиеся к концу, направлены вперед и в сторону. Пара- и диапофизы не отделены друг от друга. Парапофизальные отростки на виде сбоку больше направлены вперед, чем вниз. Котиллюс слегка сжат дорзовентрально. Все позвонковые отверстия хорошо заметны. Индекс CL/NAW по замерам современных экземпляров колеблется в пределах 1,68–2,08 (Ратников, 2002), до 2,3 у ископаемых экземпляров по другим данным (Szyndlar, 1984).

Морфология позвонков *Vipera ursinii* s. l. очень близка *V. berus*, включая индексы, что крайне затрудняет их различение. Отличия между ними проявляются лишь в мелких деталях строения (рис. 55). Выпуклый передний киль постепенно расширяется к переднему концу и поэтому кажется узким. Презигапофизальные отростки сравнительно тонкие, заостренные. Парапофизальные отростки на виде сбоку, обычно, больше направлены вниз, чем вперед. Индекс CL/NAW по нашим замерам колеблется в пределах 1,45–1,9 (Ратников, 2002), до 2,3 у ископаемых экземпляров по другим данным (Szyndlar, 1984).

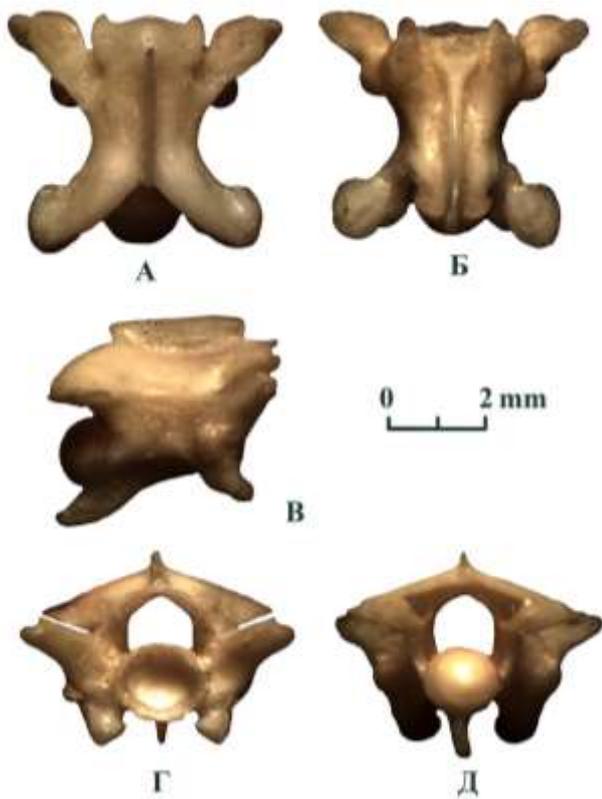


Рис. 54. Туловищный позвонок *Vipera berus nikolskii* (Хоперский заповедник):
 снизу, В – сбоку,
 Г – спереди, Д – сзади

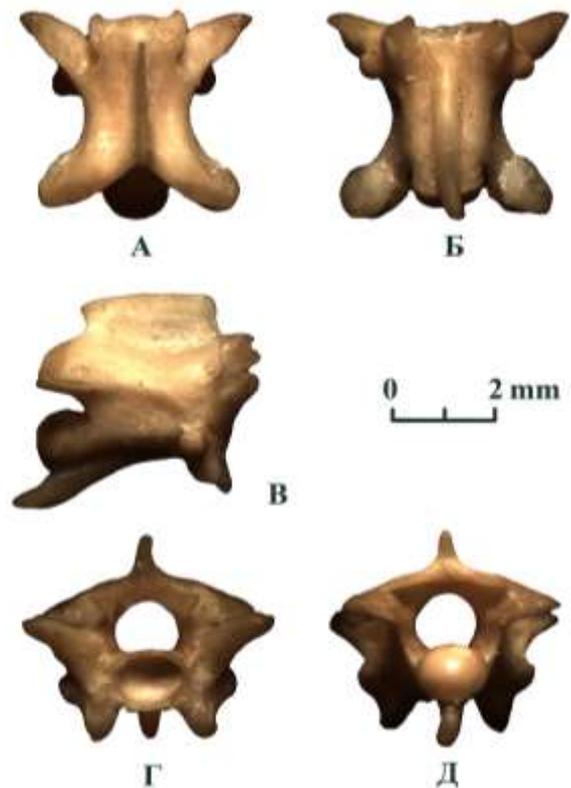


Рис. 55. Туловищный позвонок *Vipera renardi renardi* (Калмыкия):
 А – сверху, Б – снизу, В – сбоку,
 Г – спереди, Д – сзади

Согласно известным нам опубликованным палеонтологическим данным, к настоящему времени в Волжском бассейне известно 27 местонахождений (рис. 56), содержащих остатки гадюковых змей. Их географическая привязка и возраст, таксономический состав ископаемых остатков и источники информации приведены ниже.

Нижнеолейстоценовые местонахождения:

1. **Березовка** – в Арзамасском районе Нижегородской области, на левом берегу р. Теша, у д. Березовка; ильинский горизонт: *Vipera* sp. (Ратников, 1998а, 2002, 2004, 2009; Бакиев, Ратников, 2003; Бакиев и др., 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

Среднеолейстоценовые местонахождения:

2. **Черный Яр - Нижнее Займище** – в Черноярском районе Астраханской области, у с. Черный Яр; среднерусский надгоризонт: *Vipera ursinii* (Ратников, 2001а, 2002, 2009; Бакиев и др., 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

Верхнеолейстоценовые местонахождения:

3. **Еласы** – в Горно-Марийском районе Республики Марий Эл, на левом берегу р. Юнга, у д. Юнга-Кушерга; микулинский горизонт: *Vipera* sp. (Ратников, 2001б, 2002, 2004, 2009; Бакиев и др., 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

4. **Красная Лука** – в Лысковском районе Нижегородской области, у с. Красная Лука, на р. Сундовик (правый приток Волги); микулинский горизонт: *Vipera* sp. (Ратников, 1999, 2002, 2004, 2009; Бакиев и др., 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

5. **Красный Бор** – в Агрызском районе Республики Татарстан, в овраге на правом берегу р. Кама примерно в 30 км ниже впадения в нее р. Белая; микулинский горизонт: *Vipera cf. berus* (Сухов, 1972а; Зерова, Чхиквадзе, 1984; Чхиквадзе, Сухов, 1977; Яковлев, 1996; Хабибуллин, 2001, 2002; Ратников, 2004, 2009; Бакиев и др., 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

6. **Большие Тиганы** – в Алексеевском районе Республики Татарстан, на левом берегу р. Тиганка, у с. Большие Тиганы; валдайский надгоризонт, средневалдайский горизонт: *Vipera ursinii*, *V. sp.* (Ратников, 1998б, 2002, 2004, 2009; Бакиев и др., 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

7. **Домашкинские Вершины** – в Кинельском районе Самарской области, левобережные овраги в верховьях р. Домашка, к северу от с. Домашкинские Вершины; верхний неоплейстоцен: *Vipera ursinii* (Ратников, 2004, 2009; Бакиев и др., 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

Голоценовые местонахождения

8. **Пещера Байслан-Таш III** – в Мелеузовском районе Республики Башкортостан, в 1,1 км ниже по течению р. Белая от бывшей д. Акбута; нижний голоцен: *Vipera berus*, *V. cf. berus*, *V. aff. berus*, *V. ursinii*, *V. cf. ursinii*, *V. sp.* (Яковлева, 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

9. **Пещера Лемеза III** – в Белорецком районе Республики Башкортостан, в 135 м вверх по течению от устья р. Атыш; нижний голоцен: *Vipera berus* (Danukalova et al., 2008; Бакиев и др., 2009; Ратников, 2009; Яковлева, 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

10. **Пещера Нукатская (Пещера Жемчужина)** – в Белорецком районе Республики Башкортостан, на правом берегу р. Большой Инзер; нижний-средний голоцен: *Vipera berus* (Сатаев, 2005; Ратников, 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

11. **Пещера Байслан-Таш II** – в Мелеузовском районе Республики Башкортостан, в 1,1 км ниже по течению р. Белая от бывшей д. Акбута; начало среднего голоцена: *Vipera berus*, *V. cf. berus*, *V. ursinii*, *V. cf. ursinii*, *V. sp.* (Яковлева, 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

12. **Грот Аша Ia** – в Ашинском районе Челябинской области, на восточной окраине г. Аша; средний голоцен: *Vipera berus*, *V. ursinii*, *V. sp.* (Яковлева, 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

13. **Грот Максютковский** – в Бурзянском районе Республики Башкортостан, около д. Максютово, на высоте 4 м над уровнем воды в р. Белая; средний голоцен: *Vipera berus*, *V. ursinii*, *V. cf. ursinii* (Яковлева, 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

14. **Пещера Казырбак** – в Салаватском районе Республики Башкортостан, на правом склоне долины р. Юрюзань, около д. Казырбак, в 3 км на северо-восток от пос. Малояз; средний голоцен: *Vipera berus*, *V. ursinii*, *V. cf. ursinii*, *V. sp.* (Сухов, 1978; Бакиев и др., 2009; Яковлева, 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

15. **Пещера Лемеза II** – в Белорецком районе Республики Башкортостан, в скале на правом берегу р. Атыш, в 100 м вверх по течению от устья р. Атыш, на высоте 4 м от уровня реки; средний голоцен: *Vipera berus* (Яковлева, 2003, 2009; Яковлев и др., 2005; Danukalova et al., 2008; Бакиев и др., 2009; Ратников, 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

16. **Грот Зиганский** – в Ишимбайском районе Республики Башкортостан, на правом склоне долины р. Зиган, в 1 км выше устья ручья Конгуба; верхний голоцен: *Vipera berus* (Яковлева, 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

17. **Грот Ташмурун** – в Бурзянском районе Республики Башкортостан, на правом берегу р. Иргизла, в 150 м к югу от д. Иргизлы; верхний голоцен: *Vipera berus* (Яковлев и др., 2004; Яковлева, 2004а, б, 2009; Бакиев и др., 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

18. **Грот Устьево** – в Ишимбайском районе Республики Башкортостан, на правом склоне долины ручья Бриш, в 1,5 км выше места впадения его в р. Зиган; верхний голоцен: *Vipera berus* (Яковлева, 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

19. **Пещера Байслан-Таш I** – в Мелеузовском районе Республики Башкортостан, в 1,1 км ниже по течению р. Белая от бывшей д. Акбута; верхний голоцен: *Vipera berus*, *V. cf. berus*, *V. ursinii*, *V. cf. ursinii*, *V. sp.* (Яковлева, 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

20. **Пещера Бейдинская** – в Кусинском районе Челябинской области, на левом берегу р. Бейда в 2,5 км выше ее впадения в р. Ай (55°23' с.ш., 59°13' в.д.); верхний голоцен: *Vipera cf. berus* (Яковлева, 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

21. **Пещера Вованова** – в Ставропольском районе Самарской области, на территории Национального парка «Самарская Лука», в 3,5 км к западу от с. Жигули, на правом берегу устья р. Уса (Усинский залив Куйбышевского водохранилища на р. Волга); верхний голоцен: *Vipera ursinii*, *V. cf. ursinii*, *V. sp.* (Яковлев и др., 2013а).

22. **Пещера Стрельненская** – в Ставропольском районе Самарской области, на территории Жигулевского заповедника, в 3 км юго-западнее пристани Зольное, в скальном выступе одного из отвержков Стрельненского оврага; верхний голоцен: *Vipera berus*, *V. ursinii*, *V. cf. ursinii*, *V. sp.* (Яковлев и др., 2013б).

23. **Пещера Заповедная (Пещера Медвежья)** – в Белорецком районе Республики Башкортостан, на правом орографическом берегу р. Лемеза, недалеко от впадения в нее правого притока Атыш, в 8 км юго-восточнее д. Верхние Лемезы, в привходовой части пещеры; верхний голоцен: *Vipera berus* (Сатаев, Макарова, 1998; Хабибуллин, 2001, 2002; Ратников, 2004, 2009; Бакиев и др., 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

24. **Пещера Заповедная III (Пещера Заповедная 2; Пещера Заповедная II; Пещера Заповедная, шурф 3)** – в Белорецком районе Республики Башкортостан, на высоте около 60 м над водопадом Атыш, во втором входе в пещеру Заповедная, находящемся в 8 м правее основного входа; верхний голоцен: *Vipera berus* (Яковлева, 2003, 2009; Яковлев и др., 2005; Danukalova et al., 2008; Бакиев и др., 2009; Ратников, 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

25. **Пещера Лемеза I** – в Белорецком районе Республики Башкортостан, на правом склоне долины р. Лемеза, на высоте около 60 м от уреза воды и в 200 м вниз по течению р. Атыш от одноименного водопада; верхний голоцен (субрецентные отложения): *Vipera berus* (Яковлева, 2003, 2009; Яковлев и др., 2005; Бакиев и др., 2009; Ратников, 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

26. **Пещера Лемеза IV** – в Белорецком районе Республики Башкортостан, на левом берегу р. Лемеза, в 1 км ниже по течению от устья р. Бердяшка, на скальном уступе высотой 4 м над уровнем воды в реке; верхний голоцен: *Vipera berus* (Хабибуллин, 2001, 2002; Яковлева, 2003; Ратников, 2004, 2009; Яковлев и др., 2005; Danukalova et al., 2008; Бакиев и др., 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

27. **Средняя Ахтуба** – в Среднеахтубинском районе Волгоградской области, у пос. Средняя Ахтуба; голоцен: *Vipera ursinii*, *Vipera sp.* (Ратников, 2002, 2009; Бакиев и др., 2009; Яковлева, Бакиев, 2010).

Как видно из этого списка, самыми древними являются позвонки гадюк из местонахождения Березовка, датированного ильинским горизонтом раннего неоплейстоцена (Ратников, 2002). Эти остатки до вида не идентифицированы, но принадлежали мелким гадюкам подрода *Pelias*. Самые древние находки *Vipera ursinii* s. l. происходят из средненеоплейстоценовых осадков местонахождения Черный Яр - Нижнее Займище. Позвонки, возможно, принадлежавшие *Vipera berus*, впервые появляются в верхненеоплейстоценовых отложениях Красного Бора в Татарстане. Палеонтологическая информация в пределах Волжского бассейна распределена весьма неравномерно: количество местонахождений гадюк, единичных для нижнего и среднего неоплейстоцена, увеличивается для верхнего неоплейстоцена, и максимально – в голоцене.

Неравномерна она и для Восточной Европы в целом, хотя и менее отрывочна. Представители группы степных и луговых гадюк (*V. ursinii* s. l.) известны с конца плиоцена, а комплекса обыкновенной гадюки – с раннего неоплейстоцена (Ратников, 2002).

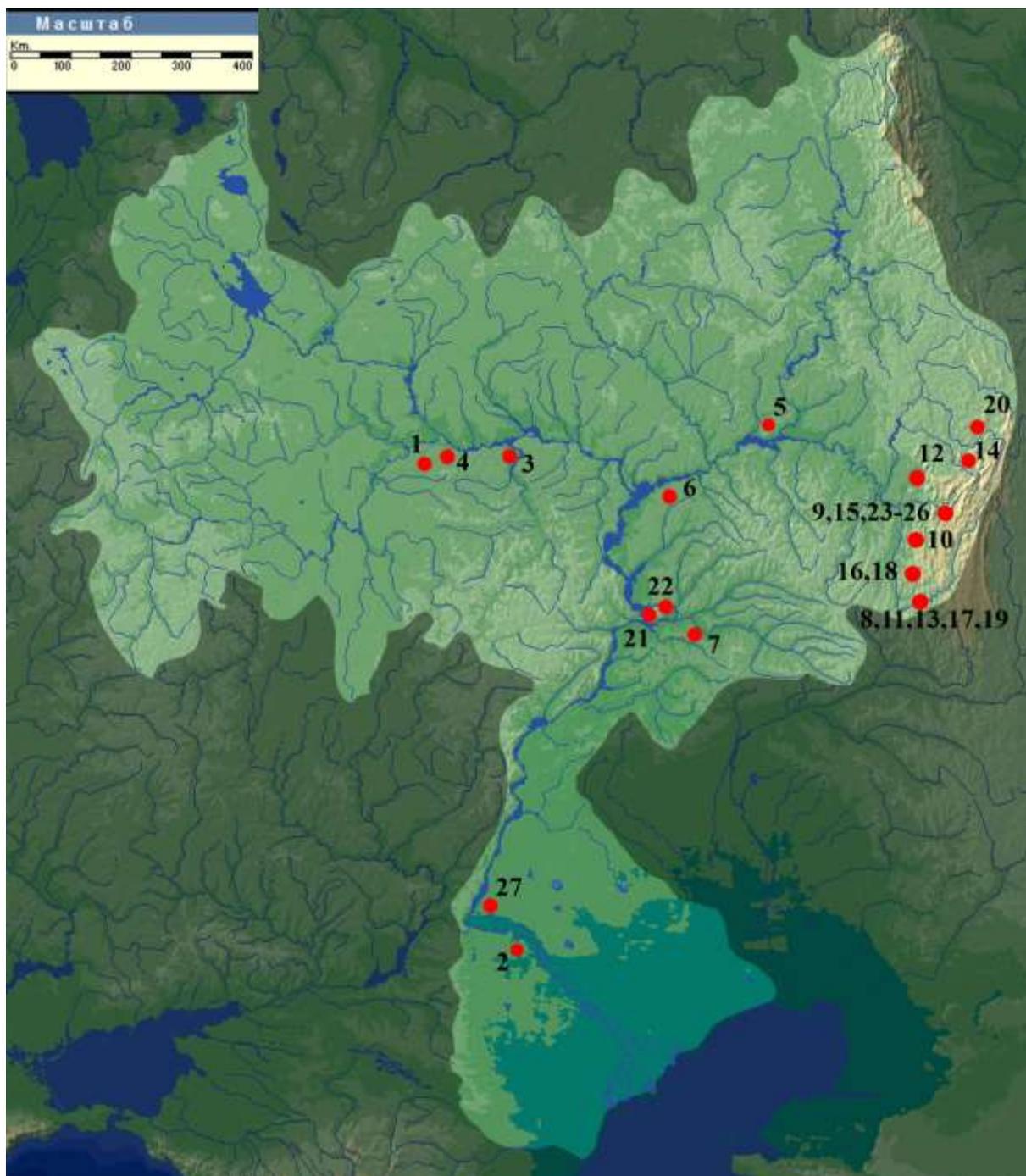


Рис. 56. Местонахождения ископаемых остатков гадюк в Волжском бассейне:

1 – Березовка, 2 – Черный Яр - Нижнее Займище, 3 – Еласы, 4 – Красная Лука, 5 – Красный Бор, 6 – Большие Тиганы, 7 – Домашкинские Вершины, 8 – Пещера Байслан-Таш III, 9 – Пещера Лемеза III, 10 – Пещера Нукатская (Пещера Жемчужина), 11 – Пещера Байслан-Таш II, 12 – Грот Аша Ia, 13 – Грот Максютковский, 14 – Пещера Казырбак, 15 – Пещера Лемеза II, 16 – Грот Зиганский, 17 – Грот Ташмурун, 18 – Грот Устьевоy, 19 – Пещера Байслан-Таш I, 20 – Пещера Бейдинская, 21 – Пещера Вованова, 22 – Пещера Стрельненская, 23 – Пещера Заповедная (Пещера Медвежья), 24 – Пещера Заповедная III (Пещера Заповедная 2; Пещера Заповедная II; Пещера Заповедная, шурф 3), 25 – Пещера Лемеза I, 26 – Пещера Лемеза IV, 27 – Средняя Ахтуба (географические привязки, возраст и фауна местонахождений приведены в тексте)

Очевидно, что ареалы обоих комплексов гадюк в течение плейстоцена не оставались стабильными из-за воздействия на них как постоянно меняющейся климатической обстановки, вплоть до оледенений, так и трансгрессий водоемов в Каспийской котловине (Старобогатов, 1994). При этом представители обоих комплексов с момента первого появления могли не покидать территорию Волжского бассейна, а лишь занимать различные по протяженности и местоположению территории, из которых складывался их ареал (Ратников, 2009). Поскольку *Vipera berus* s. l. тяготеет к закрытым биотопам, а *V. ursinii* s. l. – к открытым, то их ареалы изменялись по-разному, но в зависимости от изменения ландшафтной обстановки.

В представлениях о плейстоценовой эволюции современных видов среди соавторов главы существуют разногласия в интерпретации имеющихся данных: точки зрения палеонтологов (В.Ю. Ратников, Т.И. Яковлева) и неонтологов (А.И. Зиненко, А.Г. Бакиев) часто не совпадают. Поэтому дальнейший текст будет излагаться от имени большинства, но спорные утверждения мы выделили жирным шрифтом.

Во время наступлений ледников лесная зона сокращалась и дробилась на части, которые продолжали уменьшаться в размерах. При максимальном развитии оледенения часть таких лесных «островов» исчезала полностью, а часть сохранялась в уменьшенном виде в долинах рек и могла быть рефугиумами для лесных животных, в том числе – и для *Vipera berus*. Отступление ледников способствовало расширению лесов из рефугиумов с последующим их слиянием и восстановлением лесной зоны. Одновременно с ними расширялись и сливались ареалы популяций, населявших эти рефугиумы. Таким образом, изоляция популяций *Vipera berus* в рефугиумах могла быть достаточно долгой, чтобы в каждой из них эволюционное развитие вида проходило самостоятельно и приводило к формированию собственного генофонда. Такой сценарий отвечает классической схеме аллопатрического видообразования, **однако небольшая длительность климатических циклов в плейстоцене и общая тенденция к медленной дивергенции и к слабо выраженным репродуктивным барьерам между близкими видами гадюк вряд ли позволяют допустить существование автохтонных видов на территории Волжского бассейна (А.З.).**

Площади степей с наступлением ледников расширялись за счет уменьшения площадей лесов. Периоды оледенений характеризуются кроме более низкой температуры к тому же еще и более сухим климатом, более благоприятным для степных сообществ (Velichko, 1989; Suc et al., 1999; Velichko, Spasskaya, 2002). За пределами влияния покровного ледника степные виды (в том числе и *V. renardi*) получали возможность продвинуться на север по степным «коридорам» между лесными «островами», а затем и расширить ареалы по мере уменьшения этих «островов». Продвижение на север ограничивалось распространением ледника и связанным с ним холодом. При глубоко проникавших на юг ледниковых языках, как, например, в донское время, степные пространства могли вновь сократиться, сдвигаемые фронтом ледника. С юга степные площади могли уменьшиться за счет развития трансгрессий Каспийского моря, уровень которого во второй половине неоплейстоцена поднимался в эпохи оледенений из-за притока талых вод (Чистяков и др., 2000). С отступлением ледников и восстановлением лесной зоны степные площади вновь сокращались.

Современная картина распределения видов складывается в голоцене. А уже в историческое время наиболее северные популяции степной гадюки деградируют из-за усилившегося пресса со стороны человека, и северная граница ареала смещается к югу (Зиненко, Бакиев, 2007).

Что же мы можем сказать о происхождении современных форм гадюк в Волжском бассейне?

Результаты молекулярно-генетических исследований говорят о том, что ныне обитающие на этой территории виды сформировались сравнительно давно **за пределами рассматриваемого региона (А.З.).** Молекулярные датировки дают оценку их расхождения, а

также, возможно, и начала дивергенции всего подрода мелких гадюк *Pelias* между 7,13 (5,01–9,53) млн. лет назад (Зиненко и др., неопубликованные данные) или 5,4 (3,4–7,7) млн. лет назад (Ferchaud et al., 2012), причем наиболее древние реликтовые формы, как и большинство таксонов в целом, связаны с альпийским поясом складчатости от Пиренеев на западе до Кавказа на востоке. При этом все современные широко распространенные формы, включая равнинные подвиды и филогенетические линии степной и обыкновенной гадюк, близки к терминальным частям филогении группы **и дивергировали от общих с южными горными формами относительно недавно, не ранее плейстоцена (А.З.).**

Все современные *V. renardi*, к которым относятся распространенные в Волжском бассейне филогенетические линии степной гадюки, ответвились от северокавказских предгорных филогенетических линий менее миллиона лет назад (Ferchaud et al., 2013; Зиненко и др., неопубликованные данные). Таким образом, следует принять не ранее чем плейстоценовый возраст колонизации Волжского бассейна обитающими на его территории в настоящее время представителями подрода *Pelias* (*berus* и *renardi*) и их аллохтонное происхождение (А.З.). Более ранние находки на юго-западе Украины (Ратников, 2002, 2009), возможно, принадлежат более архаичным представителям комплексов.

Рассмотрим подробнее состав и распространение *V. berus* и *V. renardi*. В данном случае мы рассматриваем их не как таксоны в полном объеме, а как филогенетические линии.

Обыкновенная гадюка в Волжском бассейне представлена двумя митохондриальными кладами, которые соответствуют восточной субкладе номинативного подвида обыкновенной гадюки (Ursenbacher et al., 2006), распространенной от Словакии и Польши до Дальнего Востока, и кладе из южных районов Восточной Европы, распространенной только в части популяций гадюки Никольского. **Судя по слабой дифференциации внутри восточной субклады номинативного подвида, расселение ее на восток из Европы произошло относительно недавно, скорее всего, в голоцене, и было связано со становлением однородной таежной и подтаежной природных зон после окончания последнего оледенения (А.З., А.Б.).** Средняя скорость расселения при этом должна была составлять от нескольких сотен метров до нескольких километров в год, что сравнимо со скоростью расселения других видов позвоночных (Коли, 1979).

На крайнем юго-западе территории бассейна Волги и прилежащих Воронежской, части Пензенской и Саратовской областях есть находки гаплотипа гадюки Никольского, а к северу и к востоку от них проходит широкая зона интрогрессии генов, которая прослеживается как по морфологии (Milto, Zinenko, 2005), так и по составу яда и распространению митохондриальных и ядерных маркеров (Маленев и др., 2007, 2010, 2012; Зиненко и др., неопубликованное). Разнообразие гаплотипов гадюки Никольского максимально на территории Румынии, Молдавии, Правобережной Украины, здесь же распространены наиболее базальные ее гаплотипы (Зиненко и др., неопубликованное). Это разнообразие резко снижается при продвижении к востоку от Днепра. **Все это указывает на быстрое расселение ее на восток в этой части ареала вдоль полосы широколиственных лесов и относительно недавнее появление на территории региона, хотя и предшествующее появлению тут номинативного подвида обыкновенной гадюки (А.З.).** По молекулярно-генетическим данным дивергенция гадюк Никольского и обыкновенной началась примерно 700–750 тыс. лет назад. (Ефимов и др., 2008), а генетические дистанции между ними составляют 1,5% и соответствуют таковым между такими относительно хорошо обособившимися таксонами как *V. r. renardi* и *V. r. tienshanica*, что свидетельствует о возможной более древней их дивергенции (Зиненко и др., неопубликованное).

Степные гадюки группы *renardi* появились в Восточной Европе, обойдя Кавказ с востока чуть больше 1 млн. лет назад. На это указывает последовательность ответвлений линий (в порядке уменьшения древности): *V. eriwanensis* + *V. ebneri*

(Закавказье, Эльбурс) – 1,96 (1,34–2,65) млн. лет назад; *V. lotievi* (Чечня) – 1,06 (0,74–1,42) млн. лет; *V. lotievi* (Дагестан) – 0,97 (0,67–1,31) млн. лет; «восточная» *V. renardi* (Северный Кавказ, степи к востоку от Волги) – 0,78 (0,51–1,08) млн. лет и т. д. (А.З.) Таким образом, молекулярные оценки времени появления первой равнинной формы степной гадюки довольно близки ко времени датировки первых палеонтологических находок на территории равнинных восточноевропейских степей, которые датируются петропавловским (ок. 0,8–0,9 млн.) и мучкапским (ок. 0,5–0,6 млн.) горизонтами неоплейстоцена (Ратников, 2002).

Степная гадюка представлена на территории Волжского бассейна двумя митохондриальными кладами, которые примерно соответствуют по своему распространению «восточной» и «западной» *V. renardi*, sensu Nilson, Andren, 2001. «Восточная» распространена на огромном пространстве от Волги и Предкавказья на западе и до границы видового ареала на востоке. Гаплотипы этой группы отмечены не только в левобережье Волги (окрестности пос. Досанг и с. Кондаковка в Красноярском районе Астраханской области, окрестности пос. Роцинский в Волжском районе Самарской области, Красносамарский лес в Кинельском районе Самарской области), но и в правобережье (окрестности с. Старая Яблонка в Хвалынском районе Саратовской области, гора Золотая в Старокулаткинском районе Ульяновской области, с. Климовка в Шигонском районе Самарской области), а также у всех представителей *V. r. bashkirovi* из типовой территории в Татарстане. В Предкавказье и на Северо-Восточном Кавказе были найдены наиболее базальные гаплотипы этой группы, **что может свидетельствовать в пользу кавказского ее происхождения и последующего расселения на север и восток (А.З.)**. Время существования последнего общего предка этой группы, оцененное по митохондриальным генам, составляет 0,41 (0,22–0,63) млн. лет, что позволяет датировать последнюю экспансию не ранее чем средним неоплейстоценом (Зиненко и др., в печати). *V. r. bashkirovi* также не может иметь возраст старше времени дивергенции гаплотипа «восточной» степной гадюки.

Вторая группа гаплотипов – «западная» *V. renardi* – распространена между Днестром и Волгой (найдена у южных границ Волгограда) и дивергировала от близкородственных филогенетических линий на Кавказе примерно 0,33 (0,17–0,49) млн. лет назад, а наиболее последний общий предок клады существовал по молекулярным оценкам 0,21 (0,07–0,35) млн. лет, т.е. ее появление на территории Волжского бассейна могло произойти не ранее конца среднего неоплейстоцена (Зиненко и др., в печати). Контакт этих двух форм должен проходить по территории Волжского бассейна, однако данных о точной границе распространения и характере взаимодействия этих линий нет, как неясно и более конкретное время появления этих клад в Волжском бассейне. Все остальные митохондриальные гаплотипы степной гадюки встречаются только в пределах Кавказа, Предкавказья и Крыма, **делая эти регионы возможными центрами дивергенции группы и источником колонизации равнинных степей (А.З.)**.

Однако возможны и другие сценарии эволюции степной гадюки в Восточной Европе. Согласно сценарию Нильсона и Андрена (Nilson, Andrén, 2001), северные равнинные популяции представляют собой континуум, а южные горные популяции представляют собой тупиковые экспансии равнинных популяций во время наиболее благоприятных для вида климатических фаз. Такой сценарий не подтверждается для степных и луговых гадюк в целом (Ferchaud et al., 2012; Зиненко и др., в печати), но имеет право на жизнь на Северном Кавказе и в степной зоне Восточной Европы и Азии. Попадая на территории восточноевропейских степей в раннем неоплейстоцене, степные гадюки могли последовательно неоднократно проникать в горы и населять освобождающиеся от лесов во время оледенений склоны Кавказа. Разделение на «восточную» и «западную» клады в этом случае могло быть связано с раннехазарской трансгрессией Каспийского моря, которая произошла в среднем неоплейстоцене, затопив нижнюю часть долины Волги почти до Волгограда и далее протянувшись вдоль ее левого борта почти до Саратова (Чистяков и др.,

2000). Такое предположение могло бы объяснить автохтонное (**пока еще практически невероятное по молекулярно-генетическим данным – А.З.**) происхождение двух географических форм, избавляя от классической необходимости привлекать Кавказ с его окрестностями в качестве «колыбели» таксонов, по крайней мере, для «восточной» формы *V. renardi*.

Вместе с тем, такой сценарий также предполагает, что гадюки по пути на Кавказ должны были пересекать периодически заполняющуюся Кумо-Манычскую впадину, а гигантские по протяженности равнинные популяции (даже будучи разделенными водными пространствами, они должны были бы простираться на тысячи километров), тем не менее, должны были оставаться едиными с репродуктивной точки зрения и в результате снижать генетическое разнообразие до наблюдаемого сейчас уровня. На данный момент недостаточно данных, чтобы оценить эту гипотезу. **Однако сейчас она представляется маловероятной (А.З.).**

Глава 3
**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ, СИСТЕМАТИКА,
РАСПРОСТРАНЕНИЕ, СТАЦИИ И ОБИЛИЕ, СЕЗОННАЯ И СУТОЧНАЯ
АКТИВНОСТЬ, РАЗМНОЖЕНИЕ, ЛИНЬКА, ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ,
ПИТАНИЕ**

3.1. ОБЫКНОВЕННАЯ ГАДЮКА

Вид описан Карлом Линнеем (Linnaeus, 1758) под названием *Coluber berus*. Обратимся к этому первоначальному названию вида. Слово «coluber» переводится с латинского языка на русский язык как «змея», «небольшая змея», «уж». А этимология слова «berus» нам неизвестна. Не исключено, что видовое название *berus* связано с бетацизмом – распространенным в разных языках фонетическим явлением, при котором перестают различаться звуки «бэ» и «вэ». В латинских словарях нет слова «berus», но есть прилагательное «verus» – истинный, действительный, настоящий. Возможно, биномен *Coluber berus* (= *Coluber verus*) означает, например, «настоящая змея».

По оригинальному обозначению Линнея, типовая территория вида – Европа: «Habitat in Europa» (Linnaeus, 1758, p. 217). Р. Мертенс и Л. Мюллер (Mertens, Müller, 1928) предложили ограничить типовую территорию Швецией, Е. Шварц (Schwarz, 1936) предложил дальнейшее ограничение типовой территории – Упсала (Швеция). По обозначению неотипа (Krecsák, Wahlgren, 2008, P. 2357), terra typica designata находится в северной части Упсалы: «Berthåga, Uppsala (59°51'N 17°34'E), Uppland, Sweden».

Линней, кроме серой гадюки *C. berus*, описал еще гадюк бурюю *C. cherssea* (Linnaeus, 1758, p. 218) и черную *C. prester* (Linnaeus, 1761, p. 104). Типовые территории обеих форм, не имеющих таксономического значения, находятся в границах ареала номинативного подвида *Vipera berus berus*, предположительно в южной Швеции (Krecsák, Wahlgren, 2008). Обыкновенная гадюка в Волжском бассейне обозначалась, кроме используемых нами в качестве валидных названий (биномена *V. berus* и двух триноменов – *V. b. berus*, *V. b. nikolskii*), следующими латинскими названиями.

Coluber prester – Pallas, 1771: 40; Лепехин, 1772: 172; Паллас, 1773: 63; Georgi, 1775: 825; 1801: 1879; Falk, 1786: 413; Gmelin, 1789: 1091; Eversmann, 1845: 124; Аммон, 1928: 50.

Coluber berus – Pallas, 1771: 157; Falk, 1786: 413; Georgi 1801: 1879; Dwigubsky, 1802: 48; Зябловский, 1810: 266; 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.

Coluber cherssea – Georgi, 1802: 328.

Vipera cherssea – Pallas, [1814]: 53; Eichwald, 1831: 172, 1841: 129.

Vipera melaenis – Pallas, [1814]: 52.

Vipera prester – Pallas, [1814]: 51.

Pelias berus – Двигубский, 1832: 28; Белов, 1887: 94; Круликовский, 1888: 234; 1901: 1; 1915: 6; Ильин, 1900: 65; Семенов, Семенов, 1902: 107; Дунаев, Орлова, 2012: 288.

Pelias prester – Двигубский, 1832: 29.

Pelias 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.

Vivipera berus berus – Гумилевский, 1941: 129.

Vipera (= *Pelias*) *berus* – Пузанов и др., 1955: 480.

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, 1998б: 58; Вехник, Саксонов, 1998: 307; Ефимов и др., 1998: 718; Завьялов и др., 1999: 31; Орлова, Семенов, 1999: 445; Польшова, Польшова, 2000: 67; Соколов, Лада, 2000: 236; Старков, Уткин, 2001: 89; Шляхтин и др., 2001: 347; Завьялов и др., 2002а: 68; Дунаев, Орлова, 2003: 313; Табачишин и др., 2003: 82; Табачишина и др., 2003а: 218; Хабибуллин, 2004б: 156; Кайбелева и др., 2005: 55; Носова и др., 2012: 137.

Vipera nikolsky – Кудрявцев, Мамет, 1998: 16.

Vipera herna – Забиякин, Володина, 1999: 163.

Vipera nicolsky – Забиякин, Володина, 1999: 165.

Vipera nikolskye – Магдеев, 1999: 197.

Vipera (Pelias) berus – Ананьева и др., 2004: 190; Зайцев, 2006: 78.

Vipera (Pelias) nikolskii – Ананьева, Орлов, 2005: 154; Кайбелева и др., 2005: 55; Великов и др., 2006: 41.

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

Pelias nikolskii – Дунаев, Орлова, 2012: 298.

Морфологические характеристики. Исследователям, берущимся за анализ морфологических признаков обыкновенной гадюки в Волжском бассейне, следует учитывать обстоятельство, о котором, в частности, упоминает А.В. Коросов (2010) – исследователь экологии данного вида в Карелии. “По словам местных жителей, в 70-х гг. некий «московский змеелов» А. В. Рюмин «привозил чемоданы со змеями и выпускал их на островах» (к сожалению, связаться с ним не удалось). Такой ход событий кажется нам не слишком правдоподобным, скорее наоборот, змеелов заготавливал гадюк для московского серпентария. Однако у этой версии все же есть небольшой шанс оказаться правдой, и нам было бы неловко подтвердить популяционный статус гадюк о. Кижы по фенам, характерным для Московской области” (с. 29). Мы же данную версию, в отличие от Коросова, считаем весьма правдоподобной. Уточним, что выпущенные гадюки, скорее всего, рождены самками, которые были отловлены беременными в Карелии или других регионах бывшего СССР, откуда они завозились в Московский серпентарий для получения яда. Молодь, родившаяся в этом серпентарии, в основном выпускалась в природу, но не всегда в места отлова ее родителей. Местами выпуска молодежи являлись и некоторые пункты, относящиеся к Волжскому бассейну, где змеи из серпентария, достигнув половозрелости, могли скрещиваться между собой и с местными гадюками. Выпуски завезенных гадюк неоднократно проводились в Волжском бассейне также в других случаях, не связанных с Московским серпентарием.

Ряд литературных данных о метрических и меристических признаках морфологии обыкновенных гадюк из некоторых регионов Волжского бассейна приведен в табл. 2–9. Разумеется, к этим данным необходимо относиться критически.

Так, в табл. 3–5, 7 и 9 приводятся средние значения длины тела и хвоста, рассчитанные для тех змей, которые попались на маршрутах. Если показатель пределов варьирования этих характеристик имеет биологический смысл, то средние размеры всех разновозрастных животных – это нонсенс, к сожалению, принятый в герпетологии. Пропорции частей тела в течение жизни также изменяются, что характерно и для их индексов (например, *L./L.cd.*); следовательно, при объединении этих значений в форме распределения мы получим асимметричное ненормальное распределение, вычисление ошибок для которого составляет отдельную проблему. Указывая (как в табл. 3 и др.) среднее значение для змей всех размеров, мы порождаем ложное впечатление о стабильности этого показателя, а снабдив его ошибкой, порождаем неоправданный искус выполнит некорректное статистическое сравнение.

Таблица 2

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

Признак	Пол	<i>n</i>	<i>min-max</i>	<i>M±m</i>
<i>Ventr.</i>	самцы	59	134–151	145,3±0,45
	самки	19	145–156	149,0±0,67
<i>Sq.</i>	самцы и самки	79	19–23	21,0±0,08
<i>Lab.</i>		78	7–10	8,6±0,07
<i>C.oc.</i>		28	7–10	8,1±0,16
<i>h₂ Lab./h₃ Lab.</i>		71	0,64–1,46	1,0±0,02
<i>h n.r./L.n.r.</i>		26	1,06–1,80	1,4±0,04
<i>L.fr./Lt.fr.</i>		70	0,89–1,50	1,2±0,02

Таблица 3

Характеристика внешних морфологических признаков обыкновенной гадюки из Приказанья (в радиусе до 100 км вокруг Казани) (по: Павлов А., 2000)

Признак	<i>n</i>	Самцы		<i>n</i>	Самки	
		<i>min-max</i>	<i>M±m</i>		<i>min-max</i>	<i>M±m</i>
<i>L.</i> , мм	59	120–590	454±17	38	142–662	463±28
<i>L.cd.</i> , мм	59	19–96	75±3	34	16–85	58±4
<i>L.+L.cd.</i> , мм	59	139–679	527±19	34	163–742	502±43
<i>L./L.cd.</i>	59	5,53–6,70	6,18±0,04	34	6,67–11,80	9,09±0,18
<i>L.cd./L.+L.cd.</i>	59	0,12–0,16	0,140±0,001	34	0,080–0,130	0,112±0,002
<i>Ventr.</i>	59	132–171	149,5±1,2	38	137–171	153,0±1,3
<i>Scd.</i>	59	37–51	42,8±0,4	34	28–42	34,9±0,7
<i>Sq.</i>	59	20–23	21,4±0,1	38	21–23	21,4±0,1
<i>L.cap.</i> , мм	59	11,6–28,5	22,3±0,5	38	11,5–29,6	22,3±1,1
<i>Lt.cap.</i> , мм	59	7,0–19,2	12,7±0,4	37	6,8–19,5	12,5±0,5
<i>L.cap./Lt.cap.</i>	59	–	1,78±0,20	37	–	1,78±0,03
<i>C.oc.</i>	19	8–10	9,3±0,1	19	8–10	9,3±0,3

Таблица 4

Характеристика внешних морфологических признаков обыкновенной гадюки (без учета половой принадлежности, *n*=37) из Камского Предуралья (по: Ганцук и др., 2001)

Признак	<i>min-max</i>	<i>M±m</i> или частоты
<i>L.</i> , мм	160–730	505,0±17,4
<i>L.cd.</i> , мм	24–90	70,1±2,02
<i>Ventr.</i>	139–157	147,0±1,02
<i>Scd.</i>	26–42	36,6±1,21
<i>Sq.</i>	21–21	21 – 100%
<i>Lab.</i>	8/8–9/9	8/8 – 33,4%, 9/9 – 66,6%
<i>S.lab.</i>	10/10–11/11	10/10– 75,0%, 11/11– 25,0%

Таблица 5

Характеристика внешних морфологических признаков обыкновенной гадюки из Нижегородской области (по: Пестов и др., 2001)

Признак	Пол	<i>n</i>	<i>min-max</i>	<i>M±m</i>
<i>L.</i> , мм	самцы	28	400–640	490,71±10,19
	самки	34	460–640	551,06±7,32
<i>L.cd.</i> , мм	самцы	28	65–95	78,61±1,47
	самки	34	50–80	67,97±1,14
<i>L.+L.cd.</i> , мм	самцы	28	470–735	569,32±11,36
	самки	34	510–715	619,03±8,19
<i>L./L.cd.</i>	самцы	28	5,25–7,36	6,25±0,09
	самки	34	6,40–9,20	8,14±0,09
<i>Ventr.</i>	самцы	28	142–158	147,57±0,78
	самки	34	143–158	149,82±0,54
<i>Scd.</i>	самцы	28	36–43	39,32±0,34
	самки	34	28–34	31,33±0,27
<i>Sq.</i>	самцы	28	20–23	21,11±0,10
	самки	34	19–23	20,94±0,19
<i>Lab.</i>	самцы	28	8–10	8,86±0,08
	самки	34	8–9	8,94±0,04

Таблица 6

Характеристика внешних морфологических признаков обыкновенной гадюки из Ивановской области (по: Лазарева, 2003а)

Признак	Пол	<i>n</i>	<i>min-max</i>	<i>M±m</i>
<i>L./L.cd.</i>	самцы	15	5,62–7,25	6,51±0,11
	самки	19	7,46–9,25	8,13±0,13
<i>G.</i> справа	самцы	15	3–5	3,60±0,190
	самки	19	3–6	4,16±0,256
<i>G.</i> слева	самцы	15	3–4	3,40±0,131
	самки	19	3–7	3,95±0,270
<i>Ventr.</i>	самцы	15	138–149	146,00±0,757
	самки	19	145–157	150,42±0,609
<i>Scd.</i>	самцы	15	37–45	39,60±0,486
	самки	19	28–37	32,05±0,527
<i>G.+Ventr.+Scd.</i>	самцы	15	178–193	189,10±1,024
	самки	19	180–193	186,53±0,848
<i>Sq.</i>	самцы	15	19–22	20,87±0,165
	самки	19	19–23	21,37±0,256
<i>Lab.</i> справа	самцы	15	8–9	8,60±0,131
	самки	19	8–9	8,84±0,086
<i>Lab.</i> слева	самцы	15	8–9	8,60±0,131
	самки	19	8–9	8,84±0,086

Таблица 7

Характеристика внешних морфологических признаков обыкновенной гадюки из Мордовии
(по: Ручин, Рыжов, 2006)

Признак	Пол	<i>n</i>	<i>min-max</i>	<i>M±m</i>
1	2	3	4	5
<i>L.</i> , мм	самцы	7	370–652	477±88
	самки	11	399–740	604±26
<i>L.cd.</i> , мм	самцы	7	60–110	85±14
	самки	11	59–90	76±27
<i>L.+L.cd.</i> , мм	самцы	7	430–762	561±101
	самки	11	458–820	681±28
<i>L./L.cd.</i>	самцы	7	«7,80–6,17»	«5,63±0,42»
	самки	11	6,73–9,69	7,91±0,26
<i>Ventr.</i>	самцы	7	145–165	152,0±3,5
	самки	11	141–155	149,4±1,3
<i>S.cd.</i>	самцы	7	39–42	40,7±0,9
	самки	11	30–36	32,5±0,5
<i>Sq.</i>	самцы	7	16–20	18,0±1,2
	самки	11	17–21	20,1±0,5

Таблица 8

Меристические признаки внешней морфологии обыкновенных гадюк
из популяции в Пензенском районе Пензенской области (по: Маленев и др., 2010)

Признак	Пол	<i>n</i>	<i>min-max</i>	<i>M±m</i> или частоты
<i>Ventr.</i>	самцы	22	140–155	149,1±0,78
	самки	15	150–157	154,4±0,52
<i>Scd.</i>	самцы	22	36–44	41,1±0,47
	самки	15	30–36	32,9±0,36
<i>Sq.</i>	самцы	22	21–21	21 – 100%
	самки	10		
<i>Lab.</i>	самцы	22	6–9	8,4±0,10
	самки	15	7–10	8,3±0,11
<i>S.lab.</i>	самцы	22	8–12	10,1±0,12
	самки	15	8–12	10,2±0,16
<i>C.oc.</i>	самцы	22	7–11	9,2±0,14
	самки	15	8–11	9,2±0,18
<i>S.oc.</i>	самцы	22	1–1,5	1 – 93% 1,5 – 7%
	самки	15	1–1,5	1 – 60,7% 1,5 – 39,3%
<i>Lor.</i>	самцы	22	2–4	2,8±0,10
	самки	14	2–6	3,3±0,17
<i>Ic.</i>	самцы	20	4–12	7,4±0,51
	самки	14	5–11	8,9±0,75
<i>Pf.</i>	самцы	22	2–14	7,6±0,19
	самки	14	6–14	8,6±0,21

Таблица 9

Характеристика внешних морфологических признаков обыкновенной гадюки из заповедника «Большая Кокшага» (по: Павлов А. и др., 2011в)

Признак	Пол	<i>n</i>	<i>min-max</i>	<i>M±m</i>
1	2	3	4	5
<i>L.</i> , мм	самцы	20	424–603	505,9±11,71
	самки	18	375–695	546,9±18,15
<i>L.cd.</i> , мм	самцы	20	63–95	78,5±1,67
	самки	18	46–85	68,7±2,39
<i>L./L.cd.</i>	самцы	20	5,7–7,8	6,5±0,15
	самки	18	7,3–9,4	8,0±0,12
<i>L.cd./(L.+ L.cd.)</i>	самцы	20	0,11–0,15	0,13±0,002
	самки	18	0,10–0,12	0,11±0,001
<i>Lab.</i>	самцы	21	5–9	8,4±0,21
	самки	19	8–9	8,5±0,12
<i>S.lab.</i>	самцы	21	9–11	9,8±0,15
	самки	19	8–11	10,1±0,17
<i>C.oc.</i>	самцы	21	7–11	8,4±0,19
	самки	19	7–11	8,7±0,24
<i>Lor.</i>	самцы	21	1–4	2,4±0,18
	самки	19	1–5	2,6±0,21
<i>Pf.</i>	самцы	21	1–4	2,7±0,16
	самки	19	2–4	2,8±0,14
<i>Ventr.</i>	самцы	20	139–150	143,9±0,72
	самки	18	141–151	147,7±0,64
<i>Scd.</i>	самцы	19	31–43	36,7±0,74
	самки	18	26–34	30,9±0,48
<i>Sq.</i>	самцы	21	19–22	20,8±0,13
	самки	19	19–21	20,7±0,15

Рассмотрим максимальные размеры тела (без хвоста) – *L.* В Дарвинском заповеднике, по данным М.Л. Калецкой (1953), наиболее крупный экземпляр (самка) имел длину *L.* 71,5 см, а отмеченный здесь З.В. Беловой (1975) максимальный размер (также у самки) – 67,0 см. В Подмосковье длина туловища с головой (*L.*) гадюк нередко достигает 730 мм (Старков, 1995). Из Ивановской области известны самцы длиной (*L.*) до 587 мм, самки – до 622 мм (Лазарева, 2003а, б). На территории Кумьинского заказника, в окрестностях пос. Старое Жило Килемарского района Марий Эл, наиболее крупные размеры наблюдаются у гадюк черной окраски: длина *L.* до 64,5–65,0 см (Забиякин, Володина, 1999). В Марийской республике, в заповеднике «Большая Кокшага», по результатам исследований 2009–2011 гг. (Павлов и др., 2011в), максимальные значения *L.* у самцов – 603 мм, у самок – 695 мм; в Нижегородской области и у самцов, и у самок – 640 мм (Пестов и др., 2001); в Приказанье (1993–1994 гг.) – у самцов и самок соответственно 590 и 662 мм (Павлов П., Павлов А., 2000); в Кировской области (1993–1994 гг.) – 497 мм и 550 мм (Павлов А. и др., 2004); в Мордовии (2000–2005 гг.) – 652 и 740 мм (Ручин, Рыжов, 2006); в Чувашии (2000 г.) – 675 и 600 мм (Павлов А. и др., 2004); в Пензенской области (1993, 2005–2006 г.) – 571 мм и 603 мм (Павлов А. и др., 2004). В Пермской области (1997–2000 гг.) отмечена максимальная длина (*L.*) 730 мм (Ганшук, Литвинов, 1999; Литвинов, Ганшук, 1999б; Ганшук и др., 2001); в Башкортостане (1994–2000 гг.) – 613 мм (Хабибуллин, 2001); в Ульяновской области (1979–1981, 1984–2002 гг.) – 730 мм (Кривошеев, 2002б, 2006). В Татарстане (1989–2004 гг.) отлавливались особи длиной (*L.*) до 742 мм, причем при содержании в неволе гадюки из Татарстана могут расти, достигая 790 мм (Павлов А. и др., 2004). В Самарской области данный показатель (*L.*) достигает: на Самарской Луке (1995–2004 гг.) 625 мм (самцы) и 680 мм (самки), в окрестностях г. Самара (1999–2001, 2006 гг.) – 590 мм и 745 мм (Бакиев и др.,

2000; Павлов А. и др., 2004). По данным В.Г. Барина, на Самарской Луке (1971–1979 гг.) размеры ($L.$) достигают у самцов 690 мм, у самок 746 мм, а рекордно крупный экземпляр (пол не определен) имел длину 765 мм и массу 287 г (Барин, 1982). Из Тамбовской области известны самцы длиной ($L.$) до 699 мм, самки – до 774 мм (Херувимов и др., 1977); уточним, что гадюки, результаты промеров которых использованы в статье В.Д. Херувимова и соавторов (1977), отловлены в Цнинском лесном массиве, находящемся в Волжском бассейне (А.С. Соколов, личное сообщение).

Таким образом, максимальное значение $L.$ для обыкновенных гадюк в естественных условиях Волжского бассейна составляет у самцов 699 мм (если не принимать во внимание данные, когда половая принадлежность змей не учитывалась), у самок 774 мм, а в условиях выращивания в неволе эти змеи достигают 790 мм.

Соотношение длины туловища с головой ($L.$) и длины хвоста ($L.cd.$) у самцов в среднем ниже, чем у самок. В нашем обзоре (Бакиев и др., 2008б) указывалось, что значения индекса $L./L.cd.$ у обыкновенной гадюки в Волжском бассейне составляют 4,8–7,4 для самцов и 6,3–11,8 для самок. Новые и неучтенные нами ранее данные позволяют увеличить максимальное значение индекса применительно к самцам. В Цнинском лесном массиве лимиты его значений у самцов составили 5,1–7,7 (Херувимов и др., 1977), в заповеднике «Большая Кокшага» – 5,7–7,8 (Павлов А. и др., 2011в), а в Самарской области – 5,2–9,2 (Бакиев и др., 2009). Следовательно, индекс $L./L.cd.$ у самцов в бассейне Волги варьирует в пределах 4,8–9,2.

По данным Чан Кьена (1967), половой диморфизм по индексу $L./L.cd.$ выражен у *Vipera berus* еще в эмбриональном периоде. Им исследованы 119 эмбрионов размерами ($L.+L.cd.$) более 80 мм (табл. 10). В процессе эмбрионального развития значения индекса $L./L.cd.$ несколько повышаются и у самцов, и у самок.

Таблица 10

Индекс $L./L.cd.$ у эмбрионов *Vipera berus* (по: Чан Кьен, 1967)

Характеристика эмбриона	$L./L.cd.$	
	самцы	самки
Без чешуй, копулятивные органы снаружи	4,5–6,5	6,5–8,0
С чешуей, но без щитков, с пигментацией и слабо выраженным рисунком; копулятивные органы снаружи	5,5–7,0	7,0–8,5
С тонкими щитками, сквозь которые виден контур головного мозга; пигментация и рисунок (кроме головы) хорошо выражены; у некоторых особей копулятивные органы в карманах	6,0–7,5	7,0–9,0
Готовы к рождению, с хорошо выраженным рисунком; головной мозг не виден; копулятивные органы внутри	6,0–7,5	7,5–11,0

На севере Нижнего Поволжья индекс $L./L.cd.$ у самок возрастает от 7,9 для сеголеток до 8,2 для неполовозрелых особей, а затем несколько снижается, достигая значений сеголеток. У самцов значение индекса, напротив, сначала уменьшается, а затем возрастает (Табачишина и др., 2003в).

Согласно материалам из Цнинского лесного массива в Тамбовской области (Херувимов и др., 1977), у половозрелых самцов выявляется тенденция увеличения индекса $L./L.cd.$ по мере увеличения длины тела (табл. 11). Сопоставление данных, приведенных в табл. 3, 5 и 9, косвенно подтверждает данную тенденцию: в выборках, где самцы имеют меньшую среднюю длину, индекс выше.

Остановимся на общепринятых меристических признаках внешней морфологии. По ранее опубликованному сводным данным, относящимся к Волжскому бассейну (Бакиев и др., 2008б), значения этих признаков составляют: *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. Уточним и дополним эти сводные данные.

Признак *Sq.*, по-видимому, является независимым от половой принадлежности. Во всяком случае, наши расчеты на основании данных для регионов, когда средние значения и их статистические ошибки приведены по самцам и самкам отдельно (табл. 3, 5–9), не выявили ни для одного региона достоверных половых различий средних арифметических на 5%-ном уровне значимости. Если объединить самцов с самками по каждому исследованному региону, то размах варьирования (разница между значениями максимальной и минимальной вариантами) *Sq.* будет самым широким у гадюк из Мордовии (табл. 3) – 5. В Камском Предуралье (табл. 4) и Пензенском районе Пензенской области (табл. 8) у всех гадюк значение *Sq.* равно 21, т.е. размах варьирования равен нулю. Значения признака *Sq.* ниже 19 установлены только у отдельных гадюк из Мордовии (табл. 7), где минимальное значение для самцов – 16, для самок – 17. Максимальное для Волжского бассейна значение – 23 – отмечено у гадюк из г. Самара (табл. 2), Приказанья (табл. 3), Нижегородской (табл. 5) и Ивановской (табл. 6) областей.

Таблица 11

Значения индекса *L./L.cd.* у разноразмерных самцов и самок обыкновенной гадюки из Тамбовской области (по: Херувимов и др., 1977)

Группа	Пол	<i>L.+L.cd.</i> (см) <i>min-max</i>	<i>n</i>	<i>L.</i> (см)		<i>L.cd.</i> (см)		<i>L./L.cd.</i> <i>min-max</i>
				<i>min-max</i>	<i>M±m</i>	<i>min-max</i>	<i>M±m</i>	
Половозрелые*								
1	самцы	50	1	42,5	–	7,5	–	5,7
2		50,1–55,0	5	43,5–46,8	45,0±0,54	8,0–8,5	8,3±0,10	5,3–5,6
3		55,1–60,0	16	47,0–51,8	49,5±0,34	8,1–10,0	8,9±0,12	4,8–6,4
4		60,1–65,0	23	50,3–55,6	53,4±0,30	7,8–10,2	9,4±0,13	–
5		65,1–70,0	13	55,3–59,8	58,4±0,32	9,1–10,9	10,0±0,11	5,4–6,2
6		70,1–75,0	11**	60,4–63,3	61,6±0,31	8,2–11,1	10,2±0,07	5,7–7,7
7		75,1–80,0	4	66,0–67,0	66,5±0,07	10,2–11,2	10,8±0,08	5,9–6,6
8		80,1–85,0	2	69,5–69,9	69,7±0,19	10,8–11,8	11,3±0,15	5,9–6,5
9	самки	66,1–70,0	6	57,2–61,5	59,5±0,73	7,5–8,6	8,3±0,18	6,7–8,2
10		70,1–75,0	7	62,7–64,9	64,2±0,30	6,8–9,6	8,5±0,38	6,7–9,5
11		75,1–80,0	5	65,8–71,3	68,0±0,92	8,0–9,4	8,6±0,31	7,0–8,6
12		80,1–85,0	3	73,5–76,0	74,1±0,46	7,9–8,8	8,2±0,25	7,9–8,8
13		85,1–90,0	1	77,4	–	9,9	–	7,8
Неполовозрелые*								
14	самцы	20,1–25,0	7	17,8–20,0	19,2±0,33	3,0–3,8	«3,0–0,10»	5,1–6,3
15		25,1–30,0	2	23,7–24,9	24,3±0,60	4,2–4,7	4,5±0,26	5,3–5,6
16		36,1–40,0	1	30,4	–	5,9	–	5,2
17	самки	20,1–25,0	6	18,0–20,4	19,1±0,38	2,1–2,8	2,4±0,30	7,3–8,7
18		25,1–30,0	1	22,8	–	3,5	–	6,5
19		30,1–35,0	2	27,6–28,6	28,1±0,50	3,1–3,6	3,4±0,26	7,9–8,9

Примечание: * – принималось, что самцы становятся половозрелыми при общей длине тела 450 мм, самки – при 545 мм; ** – один самец был с поврежденным хвостом, поэтому сведения о хвостах в этой группе приводятся только для десяти.

Средние значения *Ventr.* ниже у самцов по сравнению с самками почти во всех обследованных регионах [исключение – Мордовия (табл. 7): 152,0 и 149,4 соответственно]. Размах варьирования данного признака наиболее широк у гадюк из Приказанья (табл. 3): самцы – 39, самки – 34. Наиболее узок этот размах у самцов из Ивановской области (табл. 6) и заповедника «Большая Кокшага» (табл. 9) – 11, у самок из Пензенского района Пензенской области (табл. 8) – 7. Минимальные и максимальные для Волжского бассейна значения отмечены у самцов (132 и 171 соответственно) и самок (137 и 171 соответственно) из Приказанья (табл. 3).

Признак *A.* почти всегда равен 1. Исключением, по имеющимся данным, является Самарская область (Бакиев и др., 2009), где очень редко отмечается значение 1/1.

Средние значения *Scd.* выше у самцов по сравнению с самками во всех обследованных регионах. Размах варьирования данного признака наиболее широк у гадюк из Приказанья (табл. 3): и у самцов, и у самок – 14. Наиболее узок этот размах у самцов из Мордовии (табл. 7) – 3, у самок из Нижегородской области (табл. 5), Мордовии (табл. 7) и Пензенского района Пензенской области (табл. 8) – 6. Минимальные для Волжского бассейна значения отмечены у самцов (31) и самок (26) из заповедника «Большая Кокшага» (табл. 9), максимальные – у самцов (51) и самок (42) из Приказанья (табл. 3).

Признак *Lab.*, по имеющимся данным, является независимым от половой принадлежности. Если объединить самцов с самками по каждому исследованному региону, то размах варьирования *Lab.* будет самым широким у гадюк из Пензенского района Пензенской области (табл. 8) и заповедника «Большая Кокшага» (табл. 9) – 4, а самым узким – у гадюк из Камского Предуралья (табл. 4) и Ивановской области (табл. 6) – 1. Минимальное значение признака (5) отмечено в заповеднике «Большая Кокшага» (табл. 9), максимальное (10) – в г. Самара (табл. 2), Нижегородской области (табл. 5) и Пензенском районе Пензенской области (табл. 8).

С учетом новых сведений (Бакиев и др., 2009; Маленев и др., 2010; Павлов А. и др., 2011в) значения трех признаков, указанные в ранее опубликованных сводных данных (Бакиев и др., 2008б) должны быть расширены: *A.* 1, очень редко 1/1; *Scd.* 31–51 (самцы), 26–42 (самки) пар; *Lab.* 5–10, обычно 8–9. Таким образом, новые сводные по Волжскому бассейну значения меристических признаков обыкновенной гадюки будут составлять: *Sq.* 16–23, обычно 21; *Ventr.* 132–171 (самцы), 137–171 (самки); *A.* 1, очень редко 1/1; *Scd.* 31–51 (самцы), 26–42 (самки) пар; *Lab.* 5–10, обычно 8–9.

В отличие от восточной степной гадюки, у обыкновенной гадюки кончик морды закруглен, верхнебоковые края морды сглажены. Носовое отверстие крупное, прорезано в середине носового щитка. С межносным щитком на верхнем переднем крае морды, как правило, соприкасаются две апикальные чешуйки (а не одна апикальная чешуйка).

Окраска и рисунок тела у обыкновенных гадюк в Волжском бассейне сильно варьируют. Окраска верха может быть серой, коричневой, оранжево-красной, кирпичной с темной зигзагообразной полосой на спине вдоль хребта, с X-образным рисунком в задней части головы (рис. 57, 58) и боковым узором (пятна, короткие полосы) вдоль всего тела. Зигзагообразная полоса на спине может быть не сплошной, а



Рис. 57. Обыкновенные гадюки светлой и темной окраски из Новгородской области



Рис. 58. Обыкновенная гадюка красной окраски из Мензелинского района Республики Татарстан

рассеченной, либо замещаться пятнами. Рисунок на голове и боковой узор на теле могут отсутствовать. Самые северные и самые южные популяции в Волжском бассейне отличаются высокой долей (до 100%) меланистических особей. В различных популяциях встречаются разные 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).

И.И. Пузанов и соавторы (1942, 1955) заметили, что в Горьковской области черные гадюки держатся больше в низменных и сырых местах, а серые – по сухим склонам и перевалам; черные желтобрюхие свойственны торфяникам. М.Л. Калецкой (1953) опубликованы сведения о цветовых группах и их соотношении в Дарвинском заповеднике (табл. 12), однако ей «не удалось установить какой-либо связи цветовых вариаций гадюк с определенными станциями» (с. 185).

Таблица 12

Процентное соотношение цветовых вариаций обыкновенных гадюк в Дарвинском заповеднике (по: Калецкая, 1953)

Цветовые группы	Количество экземпляров	%
Черные	44	34,6
Серые с черным рисунком	39	30,7
Коричневые различных оттенков	26	20,5
Песочные	4	3,2
Зеленовато-серые	14	11,0
Всего	127	100,0

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). М.Л. Калецкая (1956, с. 102) писала: «При повторном отлове молодых гадючат нам удалось отметить некоторые изменения их окраски, связанные с возрастом. Новорожденные гадючата имеют светлокоричневую или сероватую окраску с темным рисунком на спине. С возрастом окраска змей меняется в сторону значительного потемнения». По нашим данным, у темных самок (как и у светлых) всегда рождается только пестрое потомство (рис. 59). Наиболее существенное потемнение покровов молодых происходит в процессе первых линек.



Рис. 59. Обыкновенные гадюки из г. Самара (слева – взрослая темной окраски, справа – молодая, еще не потемневшая)

В.А. Зайцев (2006), проводивший исследования в Костромской и Ярославской областях, косвенно обращая внимание на возрастные изменения окраски, пишет: «В регионе

распространено несколько цветовых вариаций гадюк. Змеи с явным шахматным рисунком встречаются реже черных, однотонно окрашенных, или со слабо заметным шахматным рисунком на темном фоне. Процент гадюк с явным шахматным рисунком при светлой раскраске больше на юго-западе региона: 4–7%; данные 1967–1971 гг., Ярославский район. В Мантуровском, Кологривском, Макарьевском районах в 1983–2000 гг. встречался исключительно (до 98–99%) черный фенотип, а среди особей со слабо заметной «шахматностью» на темном фоне, преобладали молодые (однолетки – трехлетки). В некоторых заболоченных, сырых местообитаниях встречали лишь черных особей. Однако в 2004 г. среди 14 гадюк, встреченных на правом берегу Унжи, лишь 5 имели «глухую» черную окраску и остальные 9 (64%) – заметный или неплохо заметный шахматный рисунок на темном фоне. Среди последних преобладали некрупные или средние по размеру экземпляры. Черные особи имели обычно крупные или средние размеры (как и в июне 2005 г.). Не исключено, что увеличение доли особей с шахматным рисунком было связано с несколькими аномально засушливыми летними периодами, предшествующими учету (1998–2003 гг.). Доля светлоокрашенных особей с явным рисунком возрастала к югу и юго-западу» (Зайцев, 2006, с. 79).

У взрослых гадюк в Волжско-Камском крае отмечен ряд цветовых форм (Павлов А., Бакиев, 2012).

Среди меланистов выявляются следующие формы окраски: М.І – абсолютно черная; М.ІІ – черная, горло охристого цвета различных оттенков (красно-белое, кирпично-красное, буро-красное, коричневое, коричнево-желтое); М.ІІІ – черная, горло охристое, губные щитки белые (бело-серые) и/или охристых тонов; М.ІV – спинная сторона черная, брюшная сторона однотонно охристая либо черная с красноватыми прожилками, пятнами и другими элементами, горловая часть и губные щитки всегда пигментированы в тон к общей окраске низа тела; М. V – черная с угольно-черным зигзагообразным вертебральным рисунком.

«Светлые» морфы более разнообразны, образуют следующие формы: С.І – однотонная окраска кирпично-красного, чаще бурого цвета, иногда с более темными элементами в области головы и по бокам тела и более светлыми губными щитками. С.ІІ – светлый (почти белый) или сероватый общий цвет фона с черным (коричневым, бурым) вертебральным зигзагообразным рисунком, проходящим от кончика (середины) хвоста до затылочной части, где трансформируется в Y-образный рисунок такого же цвета, переходящий в области темных щитков на часть или всю поверхность пилеуса. По бокам тела всегда имеются ряды пятен, примыкающих нижними краями к брюшным щиткам. С.ІІІ – светлый или сероватый фон в передней трети-четверти тела с темным вертебральным зигзагом и рисунком в области головы. Задняя половина тела темно-серая или темно-коричневая (до черного) без рисунка. С.ІV – темно-серый или коричневый фон с темным вертебральным зигзагообразным рисунком, проходящим от основания хвоста до области шеи. Голова темная, если имеется рисунок, то он не контрастен. Часто встречаются элементы более темного и/или светлого цвета: пятна, крап и т.п.

За исключением окраски первого типа (М.І), характерной только для части взрослых самцов, в остальных случаях низ хвоста в пределах нескольких (до 3–7) концевых чешуек или от кончика хвоста до 1/2–2/3 его длины от бледно-желтого и лимонно-желтого до оранжевого и коричневого цветов.

На основе соотношения долей криптически окрашенных гадюк и меланистов был выделен ряд обширных, локальных и интразональных зон распространения вида (рис. 60).

А1. Северо-запад Волжско-Камского края: Нижегородская обл., север центральной части Республики Мордовия и западная часть Мари Эл. Доля гадюк-меланистов 80–87% ($n=326$) с преобладанием черных особей к северу данной зоны и небольшим их снижением к югу, юго-востоку. Среди «цветных» гадюк выделяются следующие в порядке убывания: С.ІV, С.ІІІ, С.І, С.ІІ. Форма С.І обнаруживается севернее линии 56° с.ш.

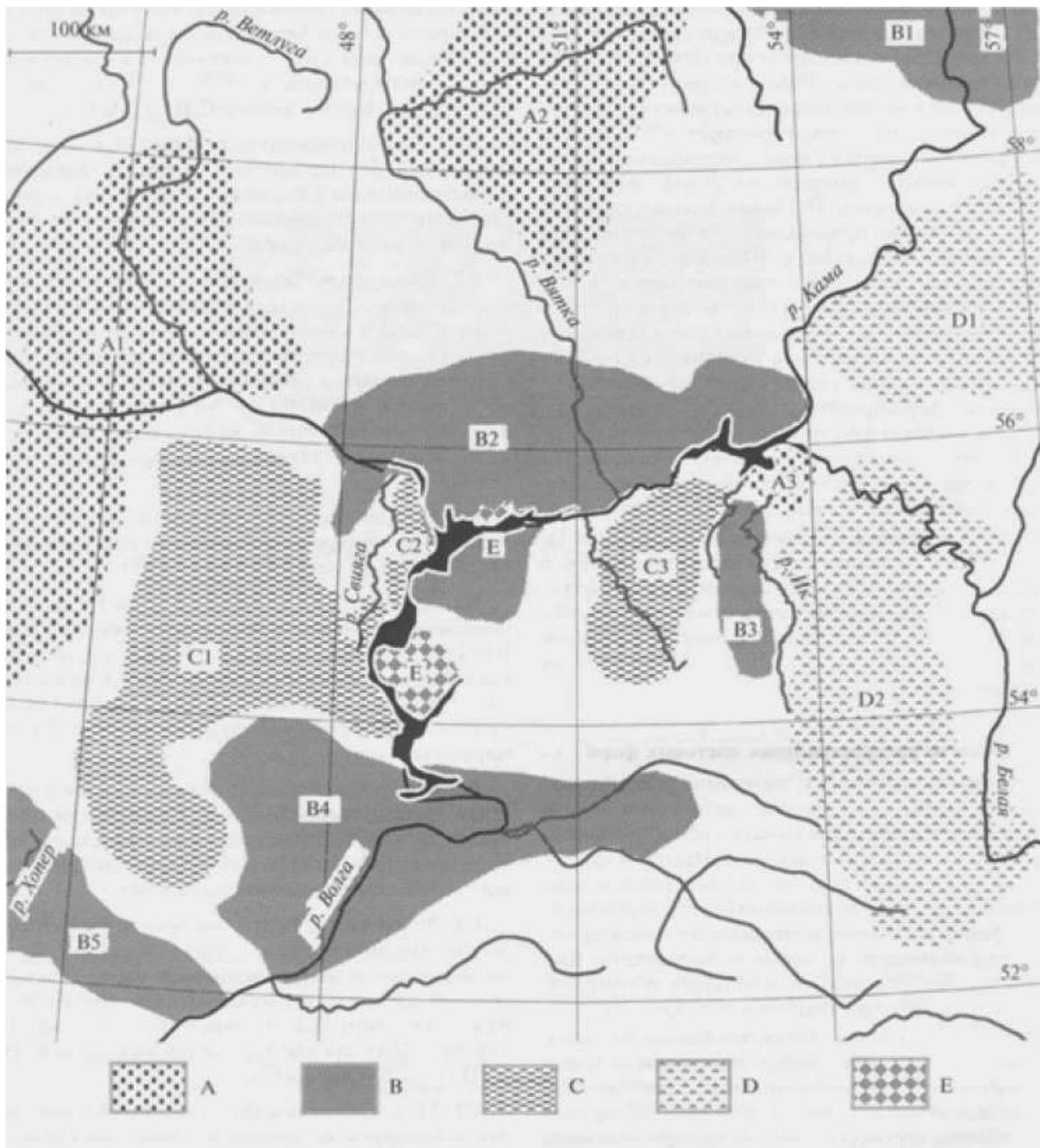


Рис. 60. Распределение различных цветовых форм *Vipera berus* s. l. в Волжско-Камском крае: **А** – области распространения, где доля черных особей 80–87%; **В** – области распространения 100% черных особей; **С** – черных особей 30–75%, остальные – от бурой до четко выраженной криптической окраски; **Д** – черных особей 20–50%; **Е** – преобладают черные особи, их более 95–99%. На невыделенных штриховкой участках карты – недостаточное количество данных или они отсутствуют (по: Павлов А., Бакиев, 2012)

А2. Восточные пределы Кировской обл. и северо-западная оконечность Удмуртии. Доля меланистов около 85% ($n > 202$). Окраска остальных типов С.IV, С.III (\approx по 7%), С.I, С.II ($\approx 1\%$).

А3. Охватывает небольшую территорию левобережья р. Кама от русловой части р. Мензеля, занимая северную часть поймы р. Ик в пределах Татарстана до устья р. Белая, заходя за нее в пределы Башкирии; вероятно, простирается восточнее. Преобладают меланисты (87%, $n = 100$); из цветных морф выявлены формы С.III, С.IV, С.I.

В1. Север Пермского края (Гайнский, Красновишерский и Чердынские районы) ($n = 41$) населен исключительно черной морфой гадюки.

В2. Охватывает Татарстан (целиком Предкамье, Западное Закамье в радиусе 70–100 км от устья Камы) и узкий участок от устья р. Свияга вдоль ее левого берега, а по северной границе Татарстана заходит в пределы Мари Эл и Удмуртии не менее чем на 50–90 км. Меланисты являются доминирующей группой. Крайне редко наблюдаются «цветные» гадюки, не превышая 0,3–1,5% ($n > 607$).

В3. Расположена по границе восточной части Татарстана и Башкирии, приурочена к пойме р. Ик. Населена исключительно меланистами ($n = 52$).

В4. Центральная, северная и отчасти восточная части Ульяновской обл., северо-восток Саратовской обл. (в пределах Волжско-Камского края), центральная и северная части Самарской обл., частично вторгается на северо-запад Оренбургской обл. в районе Бузулукского бора. Доминируют меланисты ($n > 1014$).

В5. Юго-запад Волжско-Камского края в пределах границ бассейна Дона: Саратовская обл., центр и юг Пензенской обл. 100% особей – меланисты ($n > 94$).

С1. Левобережье Волги (восточная часть Мордовии, Чувашия, также северо-западная часть Ульяновской и северо-восточная часть Пензенской областей). Доля меланистов достигает 60% на юге и к северу данной зоны повышается до 70–75% ($n > 104$). Из цветных морф выявлены С.IV, С.III (\approx по 20–30%) и С.II.

С2. Междуречье рек Волга и Свияга в пределах Татарстана и северной части Предволжья Ульяновской обл. Доля меланистов в популяциях 65–75% ($n = 93$). Остальная часть представлена формами С.IV, С.III.

С3. Бугульмино-Белебеевская возвышенность и ее отроги в пределах юго-востока Татарстана. Здесь высока доля «цветных» змей – более 50%, местами до 70% ($n = 170$). Из форм в порядке убывания отмечены С.IV (19–43%), С.III (15–35%), С.II, С.I. Между ними существует множество промежуточных вариантов.

Д1. Юго-восточные районы Пермского края, здесь наблюдается внутривидовое доминирование «цветных» особей (63–90%, $n = 424$).

Д2. Центр и юг Башкирии представляют популяции со значительным преобладанием окрашенных гадюк (С.II, С.IV) – более 50%, на юге зоны до 80% ($n > 50$).

Е. «Интразональные» участки (Татарстан, Ульяновская обл.), популяции состоят преимущественно из меланистов (до 96–99%, $n > 98$), встречи «цветных» особей единичны (Павлов А., Бакиев, 2012).

Разнообразие морфологии гадюк в пределах Волжско-Камского края и сопредельных территорий отражает клинальную изменчивость радиального типа с осью схождения к палеодолине Волги. Полиморфизм вида отражает многообразие экологических рас, вклад в формирование которых внесли события, обусловленные как естественной историей гадюк, так и новейшей историей освоения региона человеком (Павлов А. и др., 2011в; Павлов А., Бакиев, 2012).

Сделаем несколько дополнительных пояснений по поводу корректности процедуры выделения названных зон в Волжско-Камском крае.

Несомненно, при их выделении на основании соотношения черных и цветных особей закладывается ошибка в силу неравномерности изученности населения обыкновенной гадюки на территории края. При исключении малочисленных выборок будет сокращаться и количество выделяемых зон. Однако следует учитывать и объективно сложившуюся естественно-историческую ситуацию в крае.

Ареал вида в Волжско-Камском крае носит дискретный характер: антропогенное преобразование природных комплексов на большей территории края привело к очаговому (дискретному) типу распространения гадюки. Кроме этого, севернее 56 параллели в пределах бореальных экосистем «очаговость» является более естественной: здесь местообитания приурочены в основном к долинам рек и устойчивым болотным комплексам. Таким образом, ареал вида в Волжско-Камском крае можно рассматривать как дизъюнктивный, а в географическом отношении белые (невыделенные на рис. 60) пространства –

соответствующими сложившейся дизъюнкции. В условиях непрерывного и равномерного распространения вида при континуальном изменении признаков фенотипа установление границ распределения частот этих признаков представится сложной задачей, требующей специальных статистических методов, в основе которых лежат ординационные подходы. В нашем случае по сути процедуры выделения зон и их классификации следует говорить о расчете частот цветовых форм внутри существующих дискретных участков ареала. Отметим, что изоляция населения гадюки внутри многих фрагментов (очагов) ареала, усиленная антропогенными процессами, ведет в итоге к усилению частоты фенотипического проявления признаков, свойственного данной популяции, и отличающей ее от других «очагов». При этом требования объединения выборок с частотами цветовых морф, находящихся в пределах той или иной доли (например, 80–85% меланистов), снимаются, а явно выходящие за эти пределы популяции рассматриваются самостоятельно (например, более 90% меланистов). Выделение интразональных зон с долей, приближающейся (более 95%) к 100%-ному меланизму, скорее всего, было нецелесообразно.

Систематика. В последнее время большинство исследователей гадюк признают не менее двух подвидов обыкновенной гадюки: *Vipera berus berus* (Linnaeus, 1758) и *V. b. bosniensis* Boettger, 1889. Последняя форма иногда обозначается как отдельный вид *V. bosniensis*. Сахалинская гадюка считается самостоятельным видом *V. sachalinensis* Tzarevsky, 1916 или подвидом обыкновенной гадюки *V. b. sachalinensis*. Подвидовая форма *V. b. seoanei* Lataste, 1879 чаще стала рассматриваться в качестве самостоятельного вида *V. seoanei*. Гадюка Никольского выделяется либо как самостоятельный вид *V. nikolskii* Vedmederja et al., 1986, либо как подвид *V. b. nikolskii*, либо как внутривидовая форма *V. b. berus*.

В настоящий момент мы, признавая гадюку Никольского подвидом *V. b. nikolskii*, полагаем, что Волжский бассейн населяют два подвида обыкновенной гадюки: номинативный подвид *V. b. berus* и лесостепной подвид – гадюка Никольского *V. b. nikolskii*. По морфологическим данным, зона интерградации этих подвидов занимает значительную часть бассейна Волги: наиболее «чистые» популяции номинативного подвида известны для отдельных регионов Верхнего Поволжья, а в других поволжских популяциях обнаруживаются морфологические признаки обеих форм (Зиненко, 2003; Мильто, 2003; Bakiev u.a., 2005; Milto, Zinenko, 2005; Бакиев и др., 2008б, 2009; Маленев и др., 2010; Павлов А. и др., 2011в; Павлов А., Бакиев, 2012). По характерному пептидному составу яда к *V. b. nikolskii* относится часть гадюк из популяций у границы речных бассейнов Волги и Дона; остальные гадюки из Волжского бассейна имеют пептидный состав яда, характерный для *V. b. berus* (Старков, Уткин, 2001, 2003; Бакиев и др., 2008б, 2009; Маленев и др., 2010).

Согласно описанию вида *V. nikolskii* (Ведмедеря и др., 1986), взрослые гадюки Никольского всегда черного цвета; на верхнегубных щитках могут быть белые пятнышки, кончик хвоста снизу бывает окрашен в желтый или желто-оранжевый цвет. Выглядят *V. nikolskii* массивнее *V. berus*. Молодые гадюки Никольского окрашены в серовато-коричневый или буроватый цвет с зигзагом на спине: такая окраска исчезает между третьей и пятой линькой. Отличия гадюк обыкновенной и Никольского выявляются и по комплексу признаков фолидоза на больших выборках змей (табл. 13).

Вид *V. nikolskii*, как указано в описании, распространен в лесостепи европейской части СССР «к югу от линии Канев – Курск – Тамбов – Бузулук» (с. 84); в публикации А.В. Павлова и соавторов (2004) уточняется, что авторы описания *V. nikolskii* ошибочно указали пункт Бузулук, подразумевая вместо него Бугульму. По личному сообщению В.И. Ведмедери, из видового описания гадюки Никольского при редактировании были удалены ее отличительные особенности в пептидном спектре яда; ранее Я.Д. Давлятов (1981, 1985) обращал внимание на эти отличия у гадюк из Харькова от гадюк из Бреста и Пскова.

Таблица 13

Сравнительная характеристика морфологических признаков
Vipera berus и *V. nikolskii* (по: Ведмедера и др., 1986)

Признак	Пол	<i>Vipera berus</i>			<i>Vipera nikolskii</i>			t_{ϕ}
		<i>n</i>	<i>min-max</i>	$M \pm m$	<i>n</i>	<i>min-max</i>	$M \pm m$	
<i>Ventr.</i>	♂♂	107	136–150	144,8±0,28	129	142–157	150,0±0,26	13,33
	♀♀	113	142–156	148,6±0,28	136	146–159	154,5±0,57	12,16
<i>Sq.</i>	♂♂ и ♀♀	220	19–23	20,88±0,05	286	20–23	21,41±0,05	7,68
<i>Lab.</i>	♂♂ и ♀♀	219	7–10	8,81±0,03	286	8–11	9,12±0,02	7,92
<i>C.oc.</i>	♂♂ и ♀♀	77	6–11	8,76±0,10	118	7–12	9,64±0,09	6,26
$h_2 \text{ Lab.}/h_3 \text{ Lab.}$	♂♂ и ♀♀	176	1,00–1,53	1,14±0,01	207	0,72–1,15	0,93±0,01	23,62
$h \text{ n.r.}/L. \text{ n.r.}$	♂♂ и ♀♀	132	0,97–2,12	1,51±0,02	152	1,24–2,23	1,65±0,02	5,70
$L.fr./Lt.fr.$	♂♂ и ♀♀	68	0,98–1,53	1,24±0,02	102	1,03–1,72	1,38±0,01	7,11

Ряд гадюк, предварительно идентифицированных по морфологическим признакам как гадюки Никольского, при анализе результатов секвенирования фрагментов митохондриального генома попали в группу «*berus*», а не в группу «*nikolskii*». По результатам анализа митохондриальной ДНК из образцов, относящихся к Волжскому бассейну, в группу «*berus*» вошли образцы из Чувашии, Удмуртии, Нижегородской, Пермской и Самарской областей (Kalyabina et al., 2002; Калябина и др., 2003; Joger et al., 2003; Великов и др., 2006; Ефимов и др., 2007а, б; Ефимов, 2008; U. Joger, личное сообщение). Отдельные экземпляры из Мордовии и Тульской области содержат высокоспецифичный для гадюки Никольского аллель 152 п.н. (Ефимов, 2008).

Анализ морфологических признаков в европейской части России и Украине выявил сложный переход от *berus* к *nikolskii* и обширную зону их интерградации (Зиненко, 2003; Мильто, 2003; Milto, Zinenko, 2005). Генетическое сходство двух форм подтверждено их гибридизацией в неволе (Zinenko, 2002; Зиненко, 2003а, б) и данными анализа митохондриальной ДНК (Joger et al., 1997; Bakiev u. a., 2005).

На основании анализа морфологических признаков у приблизительно 1000 экз. гадюк из 50 популяций гадюка Никольского была переописана как подвидовая форма *V. b. nikolskii* (Milto, Zinenko, 2005). По мнению К.Д. Мильто и А.И. Зиненко, наиболее важными для диагностики подвидовой принадлежности популяций являются 6 признаков, значения которых представлены в табл. 14.

Таблица 14

Сравнение двух подвидов *Vipera berus* (по: Milto, Zinenko, 2005)

<i>V. b. berus</i>	<i>V. b. nikolskii</i>
0–70% из взрослых черные, половые различия в окраске спины хорошо выражены, ювенильная окраска серовато-коричневая	90–100% из взрослых черные, половые различия в окраске спины цветных экземпляров слабо выражены, ювенильная окраска красновато-коричневая
1 ряд чешуй между верхнегубными щитками и глазом	1–2 ряда чешуй между верхнегубными щитками и глазом
19–21 ряд чешуй вокруг середины тела	21–23 ряда чешуй вокруг середины тела
Среднее число вентральных щитков 144–149	Среднее число вентральных щитков 150–155
Гемипенисы сравнительно более короткие, неглубоко рассеченные	Гемипенисы крупные, глубоко рассеченные с удлиненной апикальной частью
Яд желтый	Бесцветный яд

В Волжском бассейне выявлены популяции, в которых гадюк по одним признакам можно отнести к *berus*, а по другим – к *nikolskii*. Так, гадюки, обитающие в окрестностях г. Самара, имеют окраску тела и морфологию гемипенисов, характерные для гадюки

Никольского, а по последовательности нуклеотидов гена цитохрома *b*, цвету яда, специфическим фракциям ядовитого секрета могут быть идентифицированы как *V. b. berus* (Песков и др., 2003; Павлов А. и др., 2004; Bakiev u. a., 2005; Бакиев и др., 2009). 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 (Бакиев и др., 2008б). В Пензенском районе Пензенской области выявлена популяция, в которой одна часть гадюк имеет бесцветный яд, характерный для *V. b. nikolskii*, другая – желтый, характерный для *V. b. berus* (Маленев и др., 2010).

Таксономическую принадлежность форм со смешанными признаками *berus* и *nikolskii*, которые населяют Волжский бассейн, предстоит еще уточнить для многих местообитаний данного региона, поскольку сами диагностические признаки последней формы нуждается в уточнении. В частности, к настоящему времени стали известны популяции *V. b. nikolskii* без меланистов (Zinenko et al., 2010); значит, черная окраска взрослых особей не может являться диагностическим признаком гадюки Никольского. Важно, что типовые экземпляры гадюки Никольского добыты в окрестностях Харькова, примыкающих к зоне контакта *V. b. berus* и *V. b. nikolskii* (Bakiev u.a., 2005; Zinenko et al., 2010). Значения морфологических признаков самки-голотипа [«L. – 680 мм, L. cd. – 77, Ventr. – 155, S. cd. – 77, Ventr. – 155, S. cd. – 33, Sq. – 21–22, Lab. – 9/9, Sub. – 10/10, вокруг глаза 10 щитков, между глазом и верхнегубными щитками 2 ряда мелких щитков, отношение 2 и 3 верхнегубных щитков – 0,95, апикальных – 2» (Ведмедеря и др., 1986, с. 84)] не выходят за пределы лимитов *V. b. berus*, встречаясь у некоторых особей из популяций, относящихся к номинативному подвиду.

В связи с возможной перспективой выявления более «чистых» популяций лесостепной формы к западу от типовой территории гадюки Никольского (Zinenko et al., 2010) следует обратить внимание на ст. 23.8 Международного кодекса зоологической номенклатуры (2004), где указывается, что название видовой группы, впоследствии оказавшегося гибридом, не должно употребляться как валидное название ни для одного из родительских видов. Поэтому, если форма «*nikolskii*» будет переописана с новой территории, то должны измениться не только диагностические признаки и типовая территория, но и название данной формы.

Распространение. Ареал вида простирается в Евразии. Северная граница на Кольском полуострове переходит Полярный круг (Банников и др., 1977), достигая здесь 68°30' с. ш. (Коросов, 2000б); на юге в европейской части доходит примерно до 40° с. ш. (Nilson u. a., 2005). В азиатском регионе наиболее северные точки приходятся на 61° и 63°30' с. ш. (Ларионов, 1977; Боркин, Кириллов, 1981). С запада на восток встречается от западной части Великобритании (Nilson u. a., 2005) 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. (рис. 61). В подрисуночной надписи уточнены самые северные и самые южные локалитеты в Волжском бассейне; при этом два пункта, современное обитание вида в которых требует подтверждения, помечены вопросительным знаком. Во-первых, «1?» – окрестности Чусовского озера в Чердынском районе Пермского края, ибо никто из современных герпетологов, как нам известно, не посещал данный пункт и не располагает данными о наличии или отсутствии здесь гадюк в настоящее время. Во-вторых, «4?» – Природный парк «Щербаковская балка» в Камышинском районе Волгоградской области, поскольку современное обитание вида там не подтверждается полевыми исследованиями последних лет (А.Т. Божанский, личное сообщение; наши экспедиции 2003–2005, 2007, 2012–2013 гг.; Гордеев, 2013).

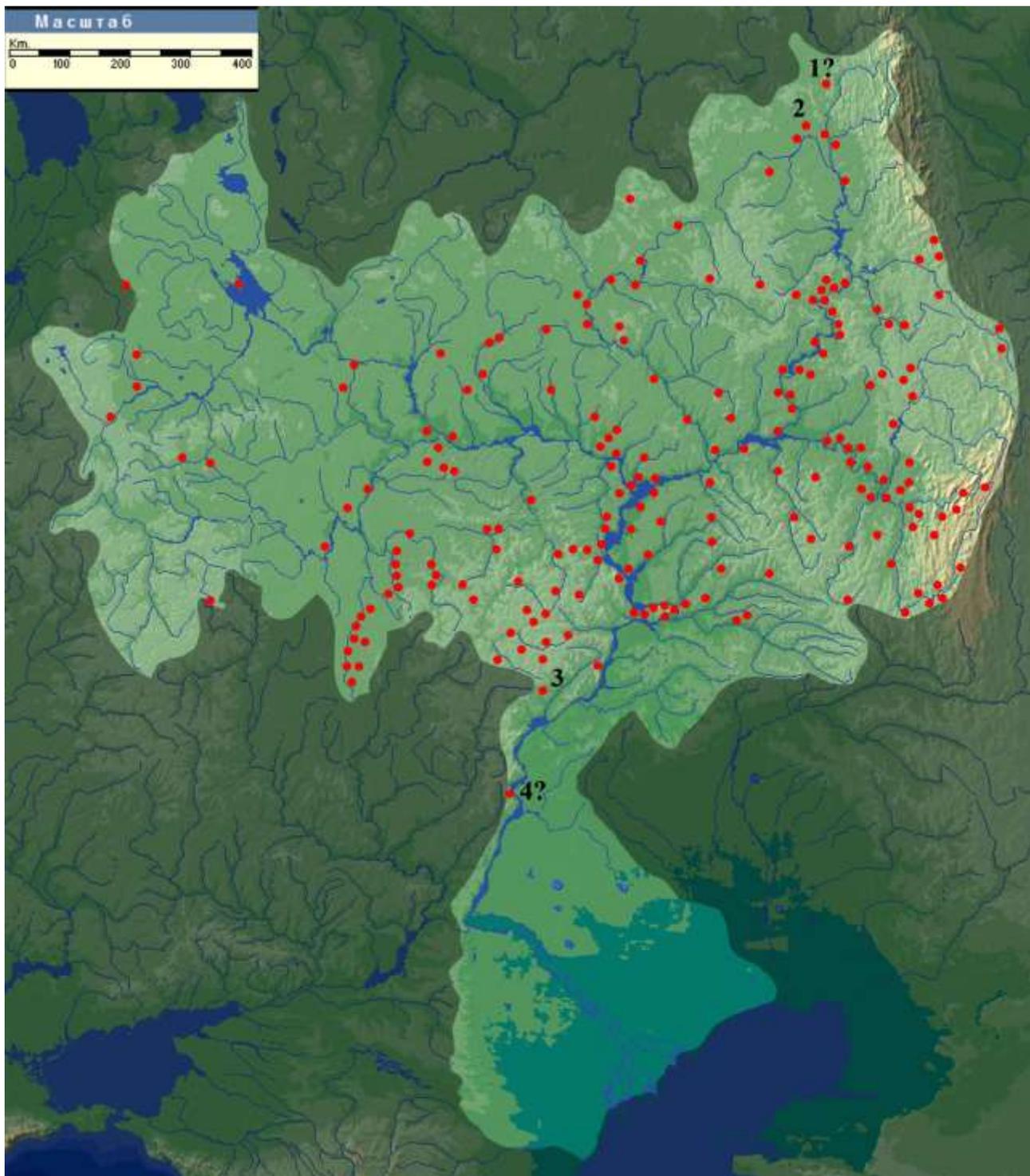


Рис. 61. Места находок обыкновенной гадюки: 1? – Пермский край, Чердынский уезд, ныне Чердынский район, окрестности Чусовского озера (Материалы Музея Уральского Общества Любителей Естествознания: по сведениям из старой неподписанной рукописи, хранящейся в Пермском музее; цит. по: Юшков, Воронов, 1994); 2 – Пермский край, Чердынский район, окрестности пос. Чепец (коллекция Института экологии Волжского бассейна РАН; наши данные), 3 – Саратовская область, Базарно-Карабулакский р-н, окрестности с. Алексеевка (коллекция Зоомузея Саратовского госуниверситета, № 51/252–253, 22.04.1989 г.; наши данные); 4? – Волгоградская область, Камышинский р-н, заказник «Щербаковская балка» (Кубанцев, Колякин, 1989; Завьялов, Табачишин, 1998; Шляхтин и др., 2001; Табачишин и др., 2003), ныне Природный парк «Щербаковский»

Южная граница ареала в европейской его части проходит по районам с индексом аридности Мартона не ниже примерно 30,0 (Божанский, 1985, 1986). Упоминания встреч в Волгоградской области, у скирд в посевах пшеницы на побережье Волго-Донского канала (Марков и др., 1969, с. 201), и на севере Астраханской области, в Ахтубинском районе (Божанский, Польшова, 1998б, с. 58), явно ошибочны.

Распространение вида в Волжском бассейне в значительной степени определяется масштабами деятельности человека. Разрушение местообитаний обыкновенной гадюки приводит к инсуляризации ареала, распадающегося на изолированные участки, пригодные для обитания вида. В первую очередь это относится к районам, имеющим высокую степень сельскохозяйственной освоенности и низкий процент лесных территорий.

Стации и обилие. Обыкновенная гадюка неравномерно распределяется в лесных и лесостепных районах, предпочитая смешанные леса, точнее – поляны, опушки, берега водоемов и тому подобные экотоны 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, вырубki, 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 заброшенных постройках, на кладбищах и т.д. (рис. 62, 63).

Обыкновенная гадюка – это мезотопный вид, тяготеющий в летние месяцы к увлажненным местам. На юге ареала, в Саратовской и Самарской областях, места встреч вида в летнее время относятся к лесам, влажным болотистым участкам. Но и в пунктах, находящихся значительней 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. В.Е. Киселев (1986) сообщает, что населяющие Вологодскую область змеи данного вида обитают не только «на сухих возвышенных местах», но и «по берегам озер, рек», в скоплениях гадюк «можно насчитать около 10 особей на 1 га» (с. 20).

По данным М.Л. Калецкой (1953), в Дарвинском заповеднике обыкновенная гадюка встречается на лугах, по берегам заливов, в заболоченных березняках, на вырубках, на сухих гривах, в ельниках, в борах, реже – на сфагновых болотах. Результаты ее многолетних учетов на четырех маршрутах в окрестностях пос. Борок представлены в табл. 15. Чан Кьен (1967), описывая экологию *Vipera berus* в этом же заповеднике, приводит следующую информацию: «Наиболее предпочитаемыми биотопами обыкновенной гадюки являются смешанный лес, лесные опушки и вырубki вблизи болот, наполненных водой канав и мелких озер. Названные биотопы богаты кормом и лесной подстилкой, дающей убежище от неблагоприятных температур. Довольно часто гадюки встречаются в огородах. Реже они наблюдаются на лугах, в сосняках и в ельниках-зеленомошниках» (с. 8).

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 время 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). На мысе между Волгой и Камой, на участке в 2–3 тыс. м², 15 мая 1948 г. обнаружено более 26 гадюк; в 1951 г. в устье Камы, в припойменной полосе шириной 30–50 м и длиной менее 1 км за четыре

дня (24–27 апреля) добыто 17 гадюк; там же при маршрутных учетах (1953, 1956 гг.) отмечалось до 11,6 гадюк на 1 км припойной полосы (Гаранин, Ушаков, 1969). В последние годы по берегам водохранилища местами отмечается не более двух гадюк на 1 км, а на больших пространствах они совершенно исчезли (Павлов А. и др., 2004).



Рис. 62. Стация обыкновенной гадюки в окрестностях пос. Чепец (Пермский край, Чердынский район, 18 мая 2008 г.)



Рис. 63. Стация обыкновенной гадюки, прилегающая к Змеиному затону (Самарская область, Волжский район, Национальный парк «Самарская Лука», 7 августа 2013 г.)

А.Т. Божанский и А.В. Пищелев (1978) проводили учеты обыкновенной гадюки с 25 июля по 10 сентября 1974 г. в 22 пунктах Вологодской, Новгородской, Калининской, Московской и Ярославской областей. На учетных маршрутах с шириной полосы 2,5 м и общей длиной 800 км отмечено 115 особей. Конечным результатом учетов являлись оценки плотности для разных мест обитания: от 0,0 до 3,7 особей/га. Показано, что плотность населения змей связана с температурой субстрата и кормовой базой местообитаний. Особое внимание уделено лесоразработкам как фактору воздействия на плотность населения гадюк. Авторы отметили, что в местах лесоразработок (особенно при прогрессивных методах лесопользования, когда вырубки ведутся неширокими полосами) резко увеличивается протяженность опушек. Вырубки зарастают обычно мелколиственными породами (береза, осина), а не основными лесобразующими породами, что увеличивает разнообразие мест обитания. «Границы вырубок являются местами концентрации кормовых объектов гадюк, они лучше прогреваются, здесь создаются дополнительные укрытия и места, пригодные для

зимовки. Не случайно частота встреч на таких участках выше, чем в соседних биотопах. В Валдайском р-не, например, на опушке леса плотность составила 1,95 особей/га, тогда как в других местообитаниях она была почти в 10 раз ниже – 0,19 особей/га. В Талдомском р-не Московской обл. по трассе линии электропередач плотность составила 3,7 особей/га, а в соседних биотопах – 1,5–2,0 особей/га. Зарастающие вырубki продолжали оставаться предпочитаемыми местами обитания. Все три гадюки, учтенные в Ростовском р-не Ярославской обл., и две из четырех, учтенных в районе Кубенского оз. (Вологодская обл.), были встречены именно на границе леса с зарастающей вырубкой. В целом лесоразработки следует рассматривать как мероприятия, не ухудшающие, а, скорее, улучшающие условия обитания гадюки» (с. 1697).

Таблица 15

Количественный учет гадюк на четырех маршрутах в Дарвинском заповеднике (длина каждого маршрута 4 км) в 1947–1951 гг. (по: Калецкая, 1953)

Стации	1947			1948		1949					1950	1951
	июнь	июль	август	июль	август	апрель	май	июнь	июль	август	август	август
Сфагновое болото	2	1	2	0	1	0	1	1	0	1	2	3
Бор-зеленомошник	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1
Бор зеленомошно-беломошный	4	3	2	3	2	5	4	2	2	1	2	2
Ельник-зеленомошник	1	0	1	1	1	2	2	1	0	0	1	2
Ельник-зеленомошник	1	0	1	1	1	2	2	1	0	0	1	2

Можно заметить, что подобную точку зрения (о благоприятном влиянии плановых поквартальных вырубок на кормовую базу гадюк, наличие укрытий и микроклимат, что вызывает пространственно-временное перераспределение змей) позднее высказывали С.И. Павлов и соавторы (1995). В лесопарковой зоне Красноглинского района г. Самара, где обитает обыкновенная гадюка, ими обследовались разновозрастные лесные мелколиственные ассоциации, заместившие вырубленные коренные широколиственные (клен, липа, дуб) леса. Исследования 1969–1975 и 1980–1995 гг. показали, что численность гадюк во внутренних, зарастающих районах леса начала резко снижаться вследствие миграции на окраинные участки. На вновь образующихся вырубках по окраинам леса зарегистрировано несколько «очагов» – участков с максимальной плотностью вида.

Вернемся к статье Божанского и Пищелева (1978). Влияние распашки и систематического выпаса скота на распределение обыкновенной гадюки они наблюдали «в Кирилловском р-не Вологодской обл. Учетные маршруты были заложены на берегу озера, занятом до недавнего времени влажными пойменными лесами из ольхи, осины, ивы. В настоящее время эти площади осушены и расчищены под выпас и под пашню. Небольшие участки пойменной растительности сохранились только в качестве защитных полос вокруг сельскохозяйственных угодий. При расчистке площадей, на границе с лесными полосами образовались завалы из валунов, пней, стволов деревьев. В этих завалах в основном и были встречены гадюки. Вытесненные с освоенных территорий, они нашли в новых и искусственных биотопах все необходимые условия для существования» (с. 1697). Встречи гадюк наблюдались и на сенокосных лугах, которые «змеи заселяют равномерно. Количественные учеты гадюк, проведенные в том же районе, дали следующие результаты: плотность по краю поля (в полосе завалов) составила 0,60 особей/га, по окраине культурного выпаса (в завалах) – 0,47 особей/га, на сенокосных лугах – 0,85 особей/га, в участках пойменной растительности – 0,32 особей/га. Интересно отметить в этом районе тяготение гадюк к аграрному ландшафту. В естественных биотопах – таких, как сфагновый сосняк и темнохвойный лес, змеи не были встречены, тогда как в более южных районах Вологодской обл., в Новгородской и Калининской областях эти биотопы заселены довольно плотно» (с.

1697). В Новгородской и Калининской областях Божанский и Пищелев проводили учеты на территориях торфоразработок. «Гадюки были встречены здесь на участках осушенных, но не использованных, а также в нешироких полосах леса вокруг выработанных площадей. Результаты учетов на этих территориях следующие: плотность на осушенных торфяных 2,4 осоей/га, а в неосвоенном сфагновом сосняке 0,57 особей/га. Так же как и распашка, торфоразработки ведут к сокращению площадей, пригодных для обитания гадюк, и к концентрации гадюк на небольших участках. Хотя на этих участках имеются все необходимые условия для существования (достаточная освещенность, оптимальная влажность, повышенная концентрация пищевых объектов), общая численность гадюк будет со временем сокращаться из-за нехватки жизненного пространства. Разумеется, нет оснований говорить о полном исчезновении змей на этих изолированных участках. Численность их будет стабилизироваться на более низком уровне и придет в соответствие с емкостью нового биотопа» (с. 1697–1698). Прогноз авторов: «В целом дальнейшая интенсификация таких форм хозяйственной деятельности, как распашка и торфоразработки, повлечет за собой значительное сокращение численности гадюк, но пока состояние популяций в обследованных районах опасения не вызывает. Здесь еще большой резерв площадей, пригодных для обитания гадюки» (с. 1698).

Пытаясь оценить комплексное воздействие хозяйственной деятельности на распределение гадюк, Божанский и Пищелев весь район работ разделили на три группы территорий по плотности населения людей и степени освоенности, вычислив среднюю плотность населения обыкновенной гадюки для каждой из трех групп (табл. 16). Поскольку величины средней плотности во всех выделенных группах близки, авторы предположили, что на данном этапе освоения обследованных территорий природные факторы оказывают большее влияние на численность вида, нежели воздействие человека. Разница же в оценках плотностей ими «объясняется, видимо, ограниченностью пространства в первой и второй группе, где места обитания гадюки чередуются с обширными участками, непригодными для жизни. В третьей группе большая протяженность биотопов дает возможность более равномерного распределения» (Божанский, Пищелев, 1978, с. 1698).

Таблица 16

Оценка средней плотности населения обыкновенной гадюки для трех групп территорий
(по: Божанский, Пищелев, 1978)

№ группы	Плотность населения людей, чел./км ²	Освоенность человеком	Оценка средней плотности населения гадюки, особей/га
1	25–50	интенсивно осваиваемая	0,68
2	10–25	значительное влияние хозяйственной деятельности на биоценозы	0,70
3	1–10	ограниченное влияние человека на биоценозы	0,51

В автореферате кандидатской диссертации А.Т. Божанского (1986) приведена оценка средней плотности населения обыкновенной гадюки и ее численности для четырех областей, частично относящихся к Волжскому бассейну, по результатам учетов на 29 маршрутах (табл. 17). Общая оцененная численность гадюк в четырех областях составила $7,15 \pm 0,88$ млн. экз.

Специалистами Московского серпентария А.В. Огневим 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.

Таблица 17

Оценка средней плотности населения обыкновенной гадюки и ее численности для четырех административных областей (по: Божанский, 1986)

Область	Число маршрутов	Оценка и ее статистическая ошибка	
		ср. плотность, экз./км ²	численность, млн. экз.
Вологодская	6	21,6±11,6	0,80±0,43
Ленинградская	11	16,12±5,38	0,83±0,28
Калининская	6	67,6±9,35	3,41±0,47
Новгородская	6	63,6±16,6	2,11±0,55

По данным О.Г. Лазаревой (2003б), в условиях Ивановской области обыкновенная гадюка занимает 40% типов биотопов в Тейковском и Ивановском районах, 43–53% – в Клязминском заказнике (Южский район), 40% – на стационаре Демидово (Пестяковский район), 25–38% – на стационаре Русино (Южский район). В окрестностях г. Плес (Приволжский район), в условиях сильной рекреационной нагрузки, она выявлена не более чем в 15% типов биотопов и при этом очень редка. В Ивановской области данный вид предпочитает различные типы леса и окраины верховых болот, а также зарастающие вырубki, где плотность ее населения доходит до 4–12 особей на гектар (на вырубках вторичных южнотаежных лесов Кинешемского района). Еще один тип ее излюбленных местообитаний – заливные луга с кустарниковыми зарослями и редколесьем, а также пограничные участки между заливными лугами и широколиственным или смешанным лесом в поймах и припойменных участках речных долин. Везде гадюка тяготеет к увлажненным местам, нередко с заболоченностями, родниками, либо держится неподалеку от озер и рек. Ее среднее обилие: в Ивановском районе – 0,17 экз./км; в Тейковском – 0,18; в Южском (в долине р. Клязьма и на прилежащих участках) – 0,16–0,17; в Кинешемском – 0,18–0,20. Низкая численность – 0,02 экз./км зафиксирована в 1998 г. на стационаре Русино в Южском районе. Однако эти средние цифры являются весьма относительными, если учесть, что гадюка занимает обычно менее половины типов биотопов. В характерных для нее местообитаниях она – обычный вид: на зарастающих вырубках (0,5–3 экз./км), в поймах средних рек с кустарниковой и древесной растительностью (до 1–3), на опушках долинных дубрав юга области и липняков южнотаежных и подтаежных участков северных районов (до 1–7). На облесенных берегах озер Клязминского заказника отмечали до 5 гадюк на километр ленточных маршрутов, в среднем же – 0,6–0,9 экз./км, а на заливных лугах в Южском и Кинешемском районах – 0,83–1,5. В низинных сырых лугах численность низка (в среднем 0,10 экз./км, но местами достигает 0,67 экз./км), в заболоченных сфагновых и зеленомошных сосняках – 0,27 (до 0,67) экз./км, по берегам дренажных канав с древесно-кустарниковой растительностью (экотоны) – 0,28 экз./км. На старых зарастающих торфяных карьерах (Тейковский, Южский, Пестяковский районы) обилие гадюки составляет 0,78 экз./км, в том числе на перешейках с разреженным зрелым древостоем и негустой травянистой растительностью – 0,5–1 (до 2) экз./км; на границе карьеров с лугами – 1,33 экз./км, с опушкой березняка – 0,5 экз./км. В последние годы участились встречи с гадюкой в населенных пунктах Ивановской области, особенно в деревнях и на загородных садовых участках. Этому способствует увеличение числа горожан, выезжающих на садовые участки, расширение сети последних. С другой стороны, это связано с высокой экологической

пластичностью гадюки, ее способностью приспосабливаться к измененным человеком ландшафтам, особенно в тех случаях, когда его деятельность усиливает мозаичность местообитаний при значительном сохранении природных компонентов среды. Садовые участки привлекают гадюк и обилием укрытий, привлекают они и потенциальную добычу змей – грызунов. Два последних фактора служат причиной высокой численности гадюк и на небольших по площади зарастающих вырубках. Гадюка встречается и на окраинах крупных городов. Так, в июне 1999 г. беременная самка была отловлена на территории предприятия «Втормет» в местечке Соснево г. Иваново, где она некоторое время держалась в груде металлолома. В деревнях гадюка отмечена на окраинах (пос. Красногорский Кинешемского района), на огородах (д. Русино Южского района), в старых садах (д. Ермолиха Тейковского района), около полуразрушенных строений (д. Золотниковская Пустынь Тейковского района). Захламленность и необустроенность территории вокруг человеческого жилья способствует привлечению гадюк и повышает вероятность укусов ими человека (Лазарева, 2003б).

Для Ярославской и Костромской областей В.А. Зайцев (2006) приводит следующую информацию, называя «регионом» северо-восток Центрального региона России.

«Наибольшие численности и плотности населения гадюк в настоящее время сосредоточены в северных, центральных и восточных районах региона <...>, на востоке региона – особенно на правобережье крупных рек, протекающих вдоль меридиан. Максимальные показатели численности и плотности населения гадюк в июне-июле 1983–1998 гг. составляли 3–4 особи на 1 км маршрута (5–7 на 1 га). Но средние показатели были меньше, и в большей части местообитаний не превышали 0,2–0,4 особей на 1 км (0,3–0,7 на 1 га). В сухих сосновых лесах Ветлужско-Унженского междуречья, в сосняках левобережья реки Неи плотности ее населения меньше, чем на правобережье этих рек. Здесь гадюки распространены в основном в приречных более увлажненных участках с разнообразной растительностью. С заметной плотностью заселяет леса сложного состава в Кологривском районе.

Еще 30–40 лет назад на юго-западе региона численность гадюк была значительно больше, чем к 1983–2004 гг. На болотах, заросших мелколиственным лесом и сосной, в апреле мы встречали по несколько их десятков, греющиеся на солнце у мелиоративных каналов вблизи друг от друга. В 1968 г. я наблюдал, как недавно вышедших из зимних убежищ и греющихся на солнце гадюк растаскивали серые вороны. В дальнейшем (с 1985–1986 гг.) по мере увеличения возраста леса и, главное, после застройки и освоения лесных участков и болот под коллективные сады, что сопровождалось истреблением змей, их численность значительно уменьшилась. В 1995–2003 гг. встреча с гадюкой на данных территориях происходила не чаще, чем через 5–8 км маршрута по лесу. В целом распределение их в Предволжье двух областей имеет дисперсионный характер с небольшим числом участков повышенной плотности (обычно на болотах)» (Зайцев, 2006, с. 78–79).

Вернемся к Московской области. Обыкновенная гадюка, населяющая Московскую область, как писал более 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».

А.В. Огнев и Ю.М. Лаптиков (1989), проводившие учеты на территории Московской области 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

в Балашихинском, Дмитровском, Загорском, Истринском, Каширском, Луховицком, Солнечногорском, Коломенском и Люберецком районах.

В Московской области обыкновенная гадюка встречается «очагами», придерживаясь бассейнов крупных рек, плотность населения в таких местах может достигать 90 экз./га (Дунаев, 1999). В пригородной зоне Москвы гадюки лучше, чем в других местах Подмоскovie, сохранились на северо-востоке, например, в окрестностях г. Реутов (Окулова и др., 2003).

В Республике Татарстан И.В. Петрова и соавторы (2008) на основании маршрутных учетов в весенне-осенний период 1990–2005 гг. оценили плотность гадюки обыкновенной в пределах 14-ти особо охраняемых природных территорий (табл. 18).

Таблица 18

Результаты оценки плотности гадюки обыкновенной на особо охраняемых природных территориях Республики Татарстан (по: Петрова и др., 2008)

Категория*	Название	Административный район	Площадь исследования (км ²)	Плотность (особей на км ²)
Пп	«Аю урманы»	Арский	14,3107	0,1398
НП	«Нижняя Кама»	Тукаевский, Елабужский, Нижнекамский	7,7926	0,2567
Пп	«Игимский бор»	Мензелинский	0,4015	7,4720
ГПКЗ	«Свияжский»	Зеленодольский, Верхнеуслонский	19,2352	0,0520
Пп	«Кликовский склон»	Верхнеуслонский	0,7744	1,2913
Пп	«Борковская дача»	Нижнекамский	10,3762	0,2891
ГПЗ	«Нарат-Астинский бор»	Муслюмовский	16,9287	0,2363
ГПБЗ	«Волжско-Камский», Саралинский участок	Лаишевский	41,9385	0,0663
ГПЗ	«Сосновый бор»	Алексеевский	5,9854	1,3366
ГПКЗ	«Долгая поляна»	Тетюшский	5,0291	0,2983
ГПКЗ	«Чатыр-тау»	Азнакаевский	18,1743	0,1100
Пп	«Тархановские дубравы»	Тетюшский	7,3398	0,1362
Пп	«Татарско-Ахметьевское болото»	Алькеевский	3,4819	0,5744
Пп	«Татарско-Дымская поляна»	Бугульминский	27,8441	0,0359

*Примечание: ГПБЗ – государственный природный биосферный заповедник, НП – национальный парк, ГПКЗ – государственный природный комплексный заказник, ГПЗ – государственный природный заказник, Пп – памятник природы.

Данные о встречаемости на двух участках Волжско-Камском заповедника в 2008–2013 гг. (табл. 19) опубликованы А.В. Павловым и соавторами (2014). Согласно их комментариям по Саралинскому участку, засуха 2010 г. незначительно снизила встречаемость вида. Изменилось распределение гадюки за период 2010–2011 гг. по сравнению с предыдущими годами: подавляющая доля встреченных змей приходится на закрытые биотопы. В 2012 г. частота находок в открытых и приопушечных биотопах восстанавливается, достигая 78%. Редкость и особенности распределения обыкновенной гадюки в Раифе не позволили авторам судить о влиянии засухи на популяцию.

Таблица 19

Встречаемость обыкновенной гадюки на Раифском и Саралинском участках Волжско-Камского заповедника, ос./км маршрута (по: Павлов и др., 2014)

Участок	Год					
	2008	2009	2010	2011	2012	2013
Раифский	0,5	1,2	0,5	0,01	0	0
Саралинский	0,4	1,1	0,1	0,4	0,4	1,2

В Татарстане, на особо охраняемых природных территориях Зеленодольского, Елабужского и Лаишевского районов, а также в Сабинском, Агрызском, Алькеевском и некоторых других относительно слабо промышленно затронутых районах, численность вида местами сохраняется на уровне до 4–5 экз./км маршрута (Наумкина, Павлов, 2006). Известны случаи выживания гадюк на садовых участках в Западном Предкамье и в Предволжье.

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. 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 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, 1978а). По данным из Западного, Северного и Восточного лесничеств за 1969–1977 гг., на маршрутах 5180 км учтено 364 гадюки: в апреле – 61, в мае – 80, в июне – 66, в июле – 72, в августе – 52, в сентябре – 33. При этом плотность в течение весенне-летнего периода была примерно одинакова и колебалась от 0,08 экз./км в апреле, мае и сентябре до 0,05 экз./км в августе. Отмечена различная встречаемость в разных типах биотопов: от 0,1 экз./км в сухом сосняке до 0,02 экз./км в заболоченном смешанном лесу (Белова, 1978б).

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), вырубки (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 боброво-выхухолевого 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 П., 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 Килемарском районе Марий Эл, в Кумьинском заказнике, отмеченная весной 1998 г. плотность населения составляла, в зависимости от биотопа, от 0,13 до 17,0 особей на 1 га. Наибольшая плотность (17,0 экз./га) была отмечена около болота, в березово-еловом лесу, наименьшая (0,13 экз./га) – в березовых и сосновых посадках. Средняя встречаемость составила 1,6 особи на 1 км маршрута (Забиякин, Володина, 1999).

В заповеднике «Большая Кокшага» в 2009–2010 гг. в «очагах» небольшой площади плотность особей составила 2–3 ос./100 м² (Павлов А. и др., 2013). Встречаемость на отдельных маршрутах представлена в табл. 20.

Таблица 20

Встречаемость обыкновенной гадюки (ос./1 км) по результатам учетов 2009–2012 гг. в заповеднике «Большая Кокшага» (по: Павлов А. и др., 2013)

Маршрут (длина, км)	2009			2010		2011			2012	
	Номер месяца									
	05	07	08	05	09	05	06	09	05	08
д. Аргамач, ее окрестности, кв. 24, 25 (4,5)	–	0	0,2	0,2	0	0	0,7	0	0	0,7
ур. Красный яр, кв. 51 (3,0)	1,0	0,3	0	0,7	0,3	0	0	0	0,7	0
пос. Шушер, его окрестности, кв. 40, 50, 63 (5,5)	0	0,7	0	0,5	0	0,4	0	0	0,2	0,4
кордон Шимаево, его окрестности, кв. 64 (0,8)	1,3	13,8	2,5	1,3	0	5,0	0	1,3	1,3	0

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).

Н.Н. Колобаев (1998), ссылаясь на данные А.И. Шепеля, сообщает, что в речном бассейне Вишеры, «в Колывневском хозяйстве – 5–6 ос./1 га в сосняках, на зарастающих плотбищах и полянах. Почти все встреченные особи – меланисты» (с. 46). 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 позже при обследовании одного из склонов южной экспозиции, нами выявлено еще более плотное скопление: в Кунгурском районе Пермского края 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 Мордовии наибольшая численность отмечается для Ковыдкинского, Кочкуровского, Чамзинского и Большеберезняковского районов – до 2,7 ос./км (Ручин, Рыжов, 2006). В Мелекесском районе Ульяновской области, в окрестностях п/л «Юность, где сильно выражен фактор беспокойства, насчитывали 20–25 экз./га; в Сурском районе той же области, в окрестностях д. Малый Барышок, в 1989 г. зафиксирована численность 29 экз./га (Кривошеев, 2006).

На Самарской Луке, по результатам учетов 1971–1979 гг., отмечается плотность от 0,42 (берег Волги у сел Ширияево и Гаврилова Поляна) до 20,0 экз./га (Жигулевский заповедник, район пос. Гудронный) (Баринов, 1982). По данным Д.В. Магдеева за 15 лет (Магдеев, Бакиев, 1995), скопление гадюк здесь, рядом с местом зимовки, на площади менее 5 га, весной превышает 2 тыс. особей. Чуть раньше этот же исследователь вместе с соавторами (Горелов и др., 1992) оценивал абсолютную численность на Горелом хуторе по результатам учетов 1969–1993 гг. на 100 га в 540 экземпляров, но в этой работе уточнялось, что при оценке численности использованы «нижние пределы плотности». По нашим данным (1993–2012 гг.), плотность в окрестностях Горелого Хутора достигает 40–50 экз./га, если учет вести на трансектах шириной 5 м вдоль окраины лесного массива с южной и юго-западной экспозицией. В переводе на данные маршрутного учета, это составит 20–25 экз./км. Максимальная локальная плотность отмечена нами здесь на площадке 200×10 м (0,2 га), где в мае 2001 г. учтено 25 половозрелых гадюк, что в пересчете на один гектар составляет 125 особей.

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 45–50 экз./га, что соответствует биомассе 5,8–7,3 кг/га (Кривошеев, 2006). 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 на 1943 га обследованных угодий Самарской области в 12 003 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 (Бакиев и др., 2009).

По мнению ряда авторов, 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). Однако А.В. Коросов (2010), исходя из данных массового мечения, констатирует, что в «змеиные годы» у обыкновенной гадюки происходит не вспышка численности (как у грызунов), а усиление активности из-за чередования контрастных погодных условий в течение летнего сезона. В дни потепления повышается активность гадюк, стремящихся компенсировать дефицит тепла холодной погоды, поэтому они чаще попадают на глаза. Минимальное число встреч приходится на жаркое лето, когда потребность змей в тепле удовлетворяется рано утром и днем – в убежищах (Коросов, 2010).

По литературным данным, относящимся к разным точкам ареала (Верещагин, Громов, 1947; Калецкая, 1953, 1956; Белова, 1973; Банников и др., 1977; Соколов, 1981; Коросов, 2000а; 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 Дарвинском заповеднике обыкновенные гадюки «часто заплывают на

острова в заливах и на р. Мологе (на островах было поймано 27 гадюк и там же зарегистрировано еще 12 встреч)» (Калецкая, 1953, с. 183). 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, окрестности с. Татарская Голышевка) 9 июня 2001 г.: данный экземпляр был замечен плывущим в реке и пойман В.А. Кривошеевым (личное сообщение). В.А. Ушаков и В.И. Гаранин (1980) сообщают, что встречали гадюк, переплывающих Волгу и Белую, причем, весной они плавают даже при низкой температуре воды (7–10°C). В итоге специально поставленного опыта (Гаранин, Ушаков, 1969) выяснилось, что гадюка оставалась живой при пребывании под водой (при температуре 7°) последовательно 1, 2, 4, 8, 10 и 12 часов и только вынутая из воды через 22 часа оказалась мертвой. Такой высокой устойчивостью обыкновенной гадюки к низкой температуре эти авторы объясняют тот факт, что в 1957 г. значительная часть гадюк с затопленных грив на лугах в пойме устьевого участка Камы смогла спастись, добравшись до надлуговой террасы – берега образовавшегося Куйбышевского водохранилища. В 1957 и 1958 г., когда у берегов водохранилища существовали наносы из растительного мусора, на плотных наносах нередко попадались гадюки.

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 перемещаться на расстояние до 200–300 м, занимая более прохладные и влажные участки (Павлов А. и др., 2004).

См. также раздел «Сезонная и суточная активность».

Сезонная и суточная активность. Весной первыми из зимних убежищ всегда появляются на поверхности половозрелые самцы, когда еще обычно лежит снег (рис. 64). Спустя несколько дней или недель начинают выходить самки и еще позже – молодые особи. Так, З.В. Белова (1978б) приводит для Дарвинского заповедника следующие даты первого весеннего появления самцов и самок соответственно: 1970 г. – 8 и 17 апреля, 1971 г. – 4 и 18 апреля, 1972 г. – 4 апреля и 27 мая, 1973 г. – 3 и 15 апреля, 1974 г. – 4 и 10 мая, 1975 г. – 3 и 15 апреля, 1976 г. – 11 апреля и 4 мая, 1977 г. – 7 и 25 апреля.



Рис. 64. Самец обыкновенной гадюки, обнаруженный на снегу (Самарская обл., Ставропольский р-н, окрестности с. Жигули, 31 марта 2007 г.)

«На севере Нижнего Поволжья» первые пробудившиеся гадюки наблюдались В.Г. Табачишиным и соавторами (2003) 7 апреля 1992 г. «на поверхности почвы при температуре

+7.2°C» (с. 85). В Среднем Поволжье, сообщает П.А. Положенцев (1937), весной обыкновенная гадюка появляется в начале апреля. «В зимнюю спячку залегает (в землю или в дуплах гнилых деревьев) не раньше октября» (с. 94).

Для Татарстана период активности составляет, в зависимости от конкретных погодных условий и местности обитания, от 100 до 163 дней (Гаранин, Павлов, 1998; Павлов А., Замалетдинов, 2002). Самые ранние для Волжско-Камского края встречи отмечены нами в 2007 г.: 29 марта – в Марий Эл, 31 марта – в Пермском крае и в Самарской области. Самая поздняя для Волжско-Камского края встреча отмечена в Татарстане, где 7 ноября 2005 г. в больницу Нижнекамска доставлен укушенный гадюкой на даче.

В Волжско-Камском заповеднике период весенней концентрации обыкновенных гадюк около зимних убежищ совпадает с переходом среднесуточных температур через +5°C, а максимальные дневные температуры достигают 8–17°C в первой половине апреля и позднее поднимаются выше 17°C, до 30°C (Ушаков, Гаранин, 1980). А.В. Павлов и Р.И. Замалетдинов (2002) отмечают выход с зимовок в Татарстане в апреле-мае при прогреве грунта до +4°C. По данным А.Т. Божанского (1986), сроки выхода и ухода на зимовку соответствуют переходу средних значений температуры воздуха через отметку +5° в моменты поднятия и снижения, а продолжительность активного периода (т.е. периода с температурой выше +5°) в Дарвинском заповеднике равна 160 дням. В Беларуси сроки периода гибернации вида близки к срокам перехода среднесуточной температуры через отметку 0°C. Минимальная температура воздуха, при которой отмечалась наземная активность обыкновенной гадюки (самцы), зарегистрирована в феврале, была отрицательной и составила –2°C. Самки и неполовозрелые активизируются при +12...15°C (Дробенков, 2001). В.Н. Куранова и В.К. Зинченко (1989) полагают, что фактором, стимулирующим выход змей весной, является высокая температура приземного воздуха или ее резкое повышение, на 2–2,5°C за 30 минут; самцы, появляющиеся первыми, выползают уже при +2°C у нор, самки – при +4°C и выше.

О сезонной активности обыкновенной гадюки в Вологодской области В.Е. Киселев (1986) сообщает: «На зимовку эти змеи уходят в конце сентября и пробуждаются в начале апреля» (с. 21). В Дарвинском заповеднике первое появление в 1951 г. отмечено М.Л. Калецкой (1953) 30 марта. «В районе заповедника сроки ухода на зимовку и весеннего появления гадюк колеблются в разные годы в пределах полумесяца (с 1 по 15 октября и с 30 марта по 14 апреля)» (Калецкая, 1956, с. 102). В Костромской и Ярославской областях, по данным В.А. Зайцева (2006), обыкновенная гадюка «активна с конца апреля по октябрь» (с. 79). В Подмосковье гадюки появляются после зимовки в конце марта – начале апреля, когда еще даже не сошел снег (Дунаев, 1999). По нашим данным, самая ранняя находка в Московской области относится к 11 марта (1979 г.), а самые ранние находки в Тверской области – 16 марта (2007 г.) и 20 марта (1990 г.). 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 пос. 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±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. (Белова, 1978а), а также сведениям из Западного, Северного и Восточного лесничеств за 1970–1977 гг. (Белова, 1978б), первая встреча датируется 3 апреля, последняя – 27 октября, а активный период на территории Дарвинского

заповедника определяется как длящийся «5,5–6 месяцев» (Белова, 1978б, с. 14). По личному сообщению А.Б. Ручина, самая поздняя встреча в Мордовии зарегистрирована 3 октября 2009 г.

В Марий Эл весна 1998 г. была аномальной по устойчивости низких температур, поэтому первые пробудившиеся змеи отмечались лишь в 30 апреля, а массовое их появление пришлось на 4–9 мая. К этому времени почва прогрелась до +4°C, а температура воздуха в дневные часы колебалась от +7°C до +20°C. В окрестностях пос. Старое Жило Килемарского района гадюки были максимально активны при температуре воздуха 16–20°C примерно с 12 до 16 часов (Забиякин, Володина, 1999).

Нами 30 апреля 2010 г. в Тверской области отмечены несколько гадюк на поверхности при начинающемся снегопаде. По-видимому, при малых скоплениях снега весной гадюки выходят на поверхность раньше. При значительном накоплении снега выход более поздний. В малоснежные весны отдельные ранние находки связаны со встречами особей, частично высывавшихся из нор с обледенелым выходом на поверхность. Можно предположить, что при этом промерзающий еженочно верхний грунт имел температуру ниже таковой в зимовке.

Приведем некоторые сведения из удаленных от Волжского бассейна регионов. Согласно личному сообщению Алексея Дорофенко, в 2013 г. в Швеции, под Упсалой, гадюки выходили на поверхность 15 февраля 2013 г. Как следует из личного сообщения С.В. Косова, в Беларуси, под Оршей (Витебская область), этих змей добывали 25 февраля 1990 г. По личному сообщению И. Должанского, в Бретани (Франция) гадюки проводят холодное время года в заламах надводной растительности дренажных и мелиоративных канав, погружаясь в воду в случае редких морозов.

Результаты повторных отловов меченых гадюк в Томской области позволили установить, что отдельные особи возвращаются из года в год в одну и ту же зимовочную нору (Куранова, Колбинцев, 1981). В Карелии, на острове Кижы, где большое количество удобных убежищ обеспечивает эффективную зимовку практически в любой части острова, А.В. Коросов (2010) не наблюдал стремления гадюк перед зимовкой переместиться на место прошлогодней зимовки. Он полагает, что в таких условиях зимовочные скопления формируются в осенний период у мест зимовки с наиболее благоприятными температурными условиями. По данным С.М. Дробенкова (2001), в Беларуси взрослые гадюки более склонны к консервативному использованию одних и тех же мест зимовки (до 7 лет), а молодежь, активно расселяющаяся после первой зимовки в окрестных биотопах, нередко меняет места дислокации.

Удачные зимовки обыкновенных гадюк, вероятно, 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; Voženílek, 2001). В зимних убежищах гадюки находятся поодиночке или небольшими группами, реже образуют большие скопления. Так, в марте 1954 г. в Дарвинском заповеднике была раскопана нора, расположенная в основании ольхового куста. Гадюки помещались в ходах на месте сгнивших корней мертвой ольхи, в склоне старой угольной ямы, ниже слоя мерзлого грунта, на глубине 50–138 см от поверхности земли. Больших камер или пустот со скоплениями змей не оказалось. Часть гадюк располагались поодиночке в узких ходах диаметром от 0,8 до 3 см. Только в одном широком ходу – старой норе водяной крысы – находились 5 гадюк вместе (4 взрослых и 1 молодая). Из 17 добытых гадюк 6 было взрослых и 11 молодых, прошлого года рождения. Взрослые гадюки лежали, вытянувшись вдоль хода, маленькие – свернувшись кольцом. Потревоженные взрослые гадюки пытались уползти, а маленькие лежали неподвижно. Извлеченные на поверхность змеи шевелились, двигались и

даже шипели. У всех гадюк ядовитые железы были наполнены, но они не делали попыток укусить. Во время раскопки температура воздуха была -2° , а в ходах, где помещались гадюки – от $+1,5$ до $+2^{\circ}$ (Калецкая, 1956).

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 А. и др., 2004). По опубликованным данным, в Польше смертность половозрелых особей во время зимовок достигает 15%, молоди – 30–40% (Juszczuk, 1974), в Финляндии – соответственно 33–35 и 54% (Voženílek, 2000). В Швейцарских Альпах в течение трех лет отмечается 80%-ная выживаемость взрослых змей (Rainer, 1987).

В Дарвинском заповеднике, по данным за 1965–1966 гг., количественное соотношение встреченных при учетах 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). Наши данные, относящиеся к встречам половозрелых особей в 2014 г. в Красноглинском районе Самары, представлены в табл. 21. Соотношение самцы/самки было максимальным (4,00) в апреле месяце и минимальным (0,13) – в июне.

Таблица 21

Встречаемость самцов и самок обыкновенной гадюки на маршруте в г. Самара (2014 г.)

Пол	Даты									
	23 апреля		22–28 мая		20–22 июня		22 июля		9, 10, 14 сентября	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
самцы	20	80,0	7	35,0	2	12,5	2	15,4	11	78,6
самки	5	20,0	13	65,0	14	87,5	11	84,6	3	21,4

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, 1978а).

По данным М.С. Горелова и соавторов (1992), процентные доли встречаемости мелких особей выше осенью, чем следующей весной (табл. 22). Можно предположить, что одной из причин этого является повышенная смертность молодых змей во время первых зимовок. К сожалению, приведенные Гореловым и соавторами цифры, не очень доказательны в этом плане, в частности, не отмечены объемы выборки. Поясним, что названные исследователи, используя данные из Самарской области, условно разделили обыкновенных гадюк по возрасту соответственно размерам: однолетки с длиной тела 16–20 см, двухлетки 21–25 см, трехлетки 26–30 см, четырехлетки 31–39 см, взрослые животные – 40 см и более.

Таблица 22

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

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

Степень активности в разное время суток зависит от погоды. 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. По наблюдениям П.В. Павлова (2000б) в заповеднике «Приволжская лесостепь», «суточная активность в летний период обычно имеет две фазы: утреннюю (7-11 ч) и вечернюю (17-20 ч). Однако эти границы сильно сдвигаются в зависимости от погодных условий вплоть до активности в первую половину ночи» (с. 65). 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).

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).

Время утреннего выхода змей из подземных убежищ и вечернего ухода в них (при достаточно высокой температуре среды) связано с освещенностью, которая выступает в роли сигнала благоприятной тепловой обстановки. В помещении при естественном изменении освещенности и относительно постоянной температуре (18–20°C) смена укрытий в течение суток проходит, как в естественных условиях: днем змеи находятся в открытых камерах, а к ночи переходят в закрытые камеры и не двигаются. Изменения светового режима приводят к нарушению естественного ритма активности гадюк. В условиях полного затемнения и постоянной температуры (18–20°C) змеи проявляли спонтанную активность, передвигаясь, видимо, в поисках более высокой температуры среды. Создание градиента 20–26°C при полном затемнении приводит к времяпровождению преимущественно в самой теплой камере. У гадюк в условиях постоянной освещенности наблюдались спонтанные перемещения в течение суток, отсутствовало выраженное время покоя (Хилков, 1998; Коросов, 2010).

Заметим, что В.А. Черлин (2010, 2012, 2013) обращает внимание на переходное состояние между активным и неактивным состояниями обыкновенной гадюки – «неполную активность».

Размножение. У многих видов гадюк половое созревание зависит в большей мере от размеров тела, чем от хронологического возраста (Madsen, Shine, 1994). По литературным сведениям (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. Сообщалось, что самцы, принимающие участие в размножении, имеют длину тела 280 мм и более, самки – 477 мм и более (Гаранин, 1983). 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 с головой (*L.*) 347 мм при общей длине (*L.+L. cd.*) 418 мм (Бакиев и др., 2009).

В Ивановской области общая длина тела ($L.+L. cd.$) половозрелых самцов ($n=8$) – $596,2 \pm 25,6$ мм (516–678 мм), половозрелых самок ($n=10$) – $631,6 \pm 14,5$ мм (564–702 мм) (Лазарева, 2003б). В Марий Эл, на территории Кумьинского заказника, длина туловища с головой у половозрелых самцов составила в среднем $535,5 \pm 0,11$ мм, у самок $568,8 \pm 0,13$ при длине хвоста $77,5 \pm 0,01$ и $75,5 \pm 0,01$ мм соответственно (Забиякин, Володина, 1999).

Ряд авторов предполагают, что соотношение полов в естественных популяциях обыкновенной гадюки приближается к паритетному – 1:1 (Чан Кьен, 1967; Божанский, 1986; Щербак, Щербань, 1980 и др.). Все же следует уточнить, что с возрастом доля самцов в популяции может существенно снижаться, а доля активных животных зависит от репродуктивного статуса, сезона, объема выборки (Коросов, 2010). А.В. Коросов (2015) пишет про обыкновенную гадюку, что *«соотношение самок и самцов, регистрируемое при полевых учетах, – это величина случайная, которая никак не характеризует реальное соотношение полов в локальной популяции»* (с. 174).

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). Однако в Среднем Поволжье неоднократно наблюдали спаривающихся самцов с признаками приближающейся линьки, а в некоторых популяциях часть самцов линяла уже по окончании «змеиных свадеб» (Павлов А. и др., 2004).

В Ярославской области брачный период начинается в теплые весны с конца апреля, но в основном в мае, спариваются гадюки обычно поблизости от мест зимовок (Зайцев, 2006). Сопоставление мест отлова меченых змей в Килемарском районе Марий Эл показало, что перемещения гадюк весной, в период размножения, на пробной площадке не превышают 10–15 метров (Забиякин, Володина, 1999). 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, климатических и погодных условий. А.Т. Божанский (1985) сообщает, что для обыкновенной гадюки начало спаривания в Дарвинском заповеднике совпадает по срокам с переходом повышающихся средних температур через отметку $+10^\circ$. В Вологодской области, по словам В.Е. Киселева (1986), брачный период «наступает в середине мая, во время которого можно наблюдать танцы половых партнеров» (с. 21). 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). В Пермской области спаривающиеся гадюки отмечены 12–15 мая 1982 г. (Юшков, Воронов, 1994), в Башкирии – 10 мая 1989 г. (Яковлева, 1998). А.В. Павлов и соавторы (2013) пишут, что в заповеднике «Большая Кокшага» период спаривания заканчивается уже к началу мая. Так, в 2009 г., начиная с 4 мая, не наблюдалось активности самцов, типичной для них в период «змеиных свадеб». За время наблюдений самки и самцы в утренние часы выходили на поверхность одновременно, самцы за время дневного температурного оптимума оставались возле убежищ и по отношению к себе подобным и к самкам не проявляли «интереса» (Павлов А. и др., 2013). В южной части Волжско-Камского края спаривание у обыкновенной гадюки отмечалось до конца апреля (28.04.2002, Мелекесский район Ульяновской области) – начала мая (09.05.1999, 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 (Бакиев и др., 2008б, 2009). В послебрачный период у самцов проходит сперматоцитогенез.

Обратимся к любопытным данным, полученным за пределами Волжского бассейна. 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). Методом ДНК-финггерпринта для вида установлено 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 четырех отцов, и преимущество имеют самцы, спаривающиеся первыми (Höggren, 1995; Höggren, Tegelström, 1997).

Гистологическое изучение участка 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 Дарвинском заповеднике, по данным М.Л. Калецкой (1953), в июне величина яиц была 24–35×8–15 мм. В начале июля были добыты гадюки, имевшие эмбрионов длиной 8–11 см с желточными мешками. В конце июля самки имели эмбрионов, почти полностью сформировавшихся, длиной 15–16 см с ясно заметным рисунком. Среднее число эмбрионов – 10, максимальное – 17.

В Челябинской области В.И. Огороковым (1964) в 1956 г. встречена самка, у которой было 18 детенышей. В Татарстане самки приносят по 6–12, в единичных случаях до 24 гадючат (Павлов А., Замалетдинов, 2002). Количество эмбрионов у вскрытых самок обыкновенной гадюки, отловленных в бассейне Средней Волги, варьирует от 4 до 23, причем статистически достоверной корреляции между их числом и размерами самки не выявлено, а наибольшее количество эмбрионов отмечено у самок средних размеров (Песков, 2003; Павлов А. 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, 2003б). 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, 2003б).

У обыкновенных гадюк из европейской части России количество самцов и самок на эмбриональной стадии примерно равно (Чан Кьен, 1967, Божанский, 1986; Лазарева, 2003б). 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 другим 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 Кьен, 1967), для Татарстана – с конца июля до начала сентября (Павлов А., Замалетдинов, 2002). Л.П. Сабанеев в книге «Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губ.» (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). В переводе на новый стиль датой, когда убили беременную гадюку, будет 17 августа (учитывая, что разница между старым и новым стилями составляет для XIX в. 12 дней). В Камском Предуралье в убитой 26 августа 1999 г. местным населением черной гадюке обнаружено 18 светлых детенышей; размеры шести из них: L – 159 мм (156–163 мм), $L.cd.$ – 23,8 мм (156–163 мм) (Ганшук и др., 2001). 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, Ганшук, 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 Беларуси затяжная холодная погода в летне-осенний период способна отразиться на продолжительности беременности и сроках появления потомства. Появление новой генерации в отдельные годы растягивается до весны следующего сезона из-за медленного развития эмбрионов. Так, например, часть беременных самок, не разродившихся в 1988 г., успешно перезимовала и произвела нормальное потомство в апреле 1989 г. (Дробенков, 2001).

В Карелии благополучно с эмбрионами перезимовывают только крупные самки. При этом у гадюк на островах Кижского архипелага обнаружено ежегодное размножение крупных самок, зимующих с эмбрионами. Это – особо крупные и тяжелые самки, для которых потери массы в связи с беременностью оказываются несущественными, до 5% (у мелких особей – до 60%). Весной в яйцеводах таких гадюк могут одновременно находиться эмбрионы, готовые к рождению, и зрелые яйца. Доля самок, способных зимовать с эмбрионами и ежегодно размножаться, составляет в популяции о. Кижы менее 3% (Коросов, Ивантер, 2003; Коросов, 2010, 2012).

Согласно имеющимся данным из Волжско-Камского края, длина туловища (L) новорожденных гадючат может достигать 207 мм (Павлов А. 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) (Бакиев и др., 2009).

А.Л. Маленев и О.В. Зайцева (2014) исследовали потомство 9 самок обыкновенной гадюки из Чердынского и Красновишерского районов Пермского края, среди которого были живые и мертвые новорожденные (табл. 23). В исследованных выборках у мертворожденных отмечены более низкие минимальные значения общей длины ($L+L.cd.$) и массы тела, чем у живых новорожденных, а максимальные значения этих признаков у мертвых и живых гадюк

мало отличаются (табл. 24). Мертворожденные гадюки имеют в среднем меньшую длину и массу по сравнению с живыми (табл. 25). У мертворожденных по сравнению с живыми гадюками значимо ниже средневывборочные значения длины тела (Чердынский район: $t=3,47$, $P<0,001$; Красновишерский район: $t=4,80$, $P<0,001$) и массы (Чердынский район: $t=2,72$, $P<0,01$; Красновишерский район: $t=3,41$, $P<0,01$). Как следует из данных табл. 24, эти различия обусловлены в основном более низкими минимальными значениями параметров в выборках мертворожденных гадюк.

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

Таблица 23

Количество живых и мертвых детенышей в исследованных пометах самок, отловленных в Пермском крае (по: Маленев, Зайцева, 2014)

Район отлова самок	№ самки	Дата родов	Количество новорожденных	
			живых	мертвых
Чердынский	1	11.09.2009	1	7
	2	23.08.2009	1	12
	3	21.08.2009	12	1
	4	26.08.2009	1	15
	5	24.08.2009	5	11
	6	25.08.2009	9	8
Красновишерский	7	27.08.2009	10	1
	8	07.09.2009	2	11
	9	30.08.2009	11	4

Таблица 24

Лимиты длины и массы тела новорожденных гадюк в исследованных пометах самок, отловленных в Пермском крае (по: Маленев, Зайцева, 2014)

Район отлова самок	Новорожденные	<i>n</i>	Длина тела, мм	Масса, г
Чердынский	живые	29	134–171	2,2–3,8
	мертвые	54	108–166	1,5–4,2
Красновишерский	живые	23	127–179	2,0–3,9
	мертвые	16	80–180	0,9–4,3

Таблица 25

Средние значения длины и массы тела у живых и мертвых новорожденных гадюк в исследованных пометах самок, отловленных в Пермском крае (из: Маленев, Зайцева, 2014)

Район отлова самок	Новорожденные	<i>n</i>	Длина тела, мм	Масса, г
Чердынский	живые	29	$153,8\pm 1,78$	$3,2\pm 0,08$
	мертвые	54	$143,8\pm 1,90$	$2,8\pm 0,10$
Красновишерский	живые	23	$168,7\pm 2,55$	$3,5\pm 0,09$
	мертвые	16	$141,1\pm 5,86$	$2,8\pm 0,21$

Еще в середине прошлого века С.А. Чернов (1953б) писал про репродуктивный цикл обыкновенной гадюки: «Возможно, не все гадюки размножаются ежегодно и существует предположение, что по крайней некоторые из них производят на свет потомство через год»

(с. 211). 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.-Ж. Biella (1979) в Германии близ Варты за семь лет наблюдений одной популяции выявил наличие в ней самок, имеющих 2-, 3- и 4-годовые циклы размножения. Предполагается, что не все самки в Татарстане производят потомство ежегодно (Павлов А., Замалетдинов, 2002). Двухлетний репродуктивный цикл у некоторых экземпляров может иметь место в Волжском бассейне даже на южной границе ареала: из 11 крупных самок, отловленных на Самарской Луке после брачного периода, лишь 7 принесли потомство в террариуме (Бакиев и др., 2009).

П.А. Дрягин (1926) пишет про обыкновенную гадюку 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 оболочки, освобождая молодого, который стремится быстрее уползти в какое-нибудь укрытие» (с. 146). Сходное поверье распространено среди жителей Чамзинского района Мордовии (М.К. Рыжов, личное сообщение). Подобная информация нашла отражение в поговорке: «Уж яйца несет, а гадюка на березу лезет щениться» (Пузанов и др., 2005, с. 103).

Переходя от сомнительных историй о родах гадюк на деревьях и кустарниках к гибридизации *V. berus* и *V. renardi* в Волжском бассейне, отметим, что автор описания гадюки Ренара (Christoph, 1861) допускал скрещивание этих видов, и уже литературе первой половины XX в. имеются отдельные замечания о переходных морфологических признаках между *V. berus* и *V. renardi* у некоторых особей в районах симпатрии (Никольский, 1916; Цемш, 1939). Эти два вида, несмотря на обширные и местами совмещенные ареалы, хорошо дифференцированы биотопически: обыкновенная гадюка предпочитает лесные биотопы, степная – открытые (Гаранин, 1983). В 2008 г. на левобережье Куйбышевского водохранилища в Спасском районе Республики Татарстан выявлено синтопическое обитание *V. berus* и *V. renardi* (Pavlov et al., 2010; Павлов, Петрова, 2011).

В августе 2008 г. здесь были обнаружены две беременные самки (цветная змея и меланист), у обеих имелось по одной апикальной чешуйке, соприкасающейся с межчелюстным щитком на верхнем переднем крае морды – диагностический признак *V. renardi* (у *V. berus* с ним соприкасаются две апикальные чешуйки). Цветная самка имела характерные для *V. renardi* ноздри, прорезанные в нижней части носового щитка; у черной самки ноздри прорезаны ближе к центру носового щитка, что характерно для *V. berus*. Отловленные самки содержались в неволе до момента рождения детенышей. Потомство обеих самок имело промежуточный габитус между *V. renardi* и *V. berus*, диагностические для этих видов признаки (количество апикальных чешуй и расположение ноздри) оказались изменчивыми в пределах выводка. 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 характерно для восточной степной гадюки, а второе – для обыкновенной. В потомстве обеих самок часть змей имела протеолитическую активность яда, характерную

для *V. renardi*, а часть – для *V. berus*. Электрофореграммы ядов светлой самки и четырех детенышей из ее потомства имели пептидный состав, характерный для *V. renardi*, а электрофореграммы ядов черной самки, новорожденной особи из потомства черной и двух новорожденных из потомства светлой самки – для *V. berus*. Гибридизация данных видов в естественных условиях подтвердилась результатами анализа ядерных генов *Bach-1* и *Rag-1*. Более того, черная самка сама представляла собой гибридную особь, а наличие в ее потомстве одного экземпляра, имеющего гомозиготную последовательность гена по последовательности гена *Bach-1* и в то же время гетерозиготную последовательность гена *Rag-1* возможно лишь в случае рекомбинации геномов степной и обыкновенной гадюки у одного из родителей. Полученные данные дают достаточно оснований, чтобы считать естественную гибридизацию степной и обыкновенной гадюк фактически подтвержденной. Находка естественной гибридной зоны между этими видами в непосредственной близости от типовой территории гадюки Башкирова *V. r. bashkirovi*, уклоняющейся по своей морфологии от большинства популяций восточной степной гадюки и имеющей довольно необычную для степной гадюки экологию, ставит вопрос об интрогрессии как возможной причине такой специфики (Павлов А. и др., 2011а).

Линька. Линька у змей начинается не с помутнения глаз, а с помутнения брюшных щитков (Десятков, 1977). Изменение окраски наружных краев этих щитков может служить самым ранним признаком наступления линьки у гадюк (Környei, 1982, цит. по: Коросов, 2010).

Г.А. Лада (1981) в Пригородном лесничестве под Тамбовом и в неволе выявил у обыкновенной гадюки черной формы 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. Как подчеркивается Ладой, его наблюдения за обыкновенными гадюками не подтверждают данные В.Л. Десяткова (1977): прояснение глаз происходит позже прояснения брюшных и подхвостовых щитков, а не наоборот.

А.С. Соколовым (1989) в условиях Тамбовской области для данного вида отмечены следующие стадии: предлиночная (изменение цвета и размеров светлых краев брюшных щитков), начальная (от помутнения брюшных щитков до помутнения глаз), средняя (от начала помутнения глаз до их полного просветления), последняя (от просветления глаз до «сбрасывания верхнего слоя эпидермиса) и завершающая – собственно линька. По многолетним данным (1971–1988 гг.) Соколова, у половозрелых самцов за сезон активности происходят три линьки. Первая начинается 3–28 апреля, через 6–21 сутки после выхода с зимовки, продолжается 12–26 суток, заканчивается 22 апреля – 14 мая. В течение этого времени самцы не питаются, потеря массы составляет 2,90–10,91%, в среднем 6,60%. Линька разных самцов заканчивается почти одновременно, с разницей не более четырех суток. Все время линьки (за исключением завершающей стадии) самцы остаются на одном месте, а некоторые используют его на протяжении нескольких лет. При первой линьке самая продолжительная – начальная стадия (до 15 суток), что связывается с относительно низкой температурой в этот период. Средняя стадия вдвое короче, но при последующих линьках разница во времени между начальной и средней стадиями исчезает. Последняя стадия занимает 1–4 суток. Собственно линька происходит чаще всего вдали (до 400 м) от места, где самцы готовились к ней, и протекает у здоровых особей в течение нескольких минут. Вторая линька начинается вскоре после периода спаривания, 12–25 мая, и служит для восстановления брюшных щитков, которые значительно изнашиваются за время поиска самок. Третья линька происходит 12–25 июля. Продолжительность второй и третьей линек составляет от 10 до 12 суток (Соколов, 1989).

Как известно, 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 нами 5 апреля 2007 г. около с. Жигули Ставропольского района Самарской области. Добытый экземпляр оказался половозрелым самцом ($L.=470$ мм, $L. cd.=83$ мм) (Бакиев и др., 2009). А.В. Коросов (2010) пишет про обыкновенную гадюку в Карелии: «Из особенностей хода линьки важно отметить очевидную бимодальность распределения числа линяющих в мае, как отражение периодов линек сначала самцов, затем – самок» (с. 89). Этим автором выделяются четыре стадии линьки обыкновенной гадюки: 1) окраска брюха изменяется на светлую мутно-голубую, 2) «мутнеют» глаза, 3) восстанавливается окраска брюха, затем – глаз, 4) отслаивается и сходит роговой эпителий.

По данным из Поволжья, весь цикл – с появления первых признаков до сбрасывания эпидермиса – занимает у здоровых гадюк от 6 до 15 суток (Павлов А., 1998; Шляхтин и др., 2005). Нормальная линька проходит «чулком», только больные особи линяют клочьями. Как отмечает А.В. Коросов (2010), обрывки шкурки, неотставшие куски указывают на проблемы со здоровьем змеи; в условиях неволи для избавления от остатков старых покровов – поскольку они мешают следующей линьке и сковывают движения – помогают теплые водные ванны (25°C). 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). А.В. Коросов (2010) сообщает, что первая линька у обыкновенных гадюк из Карелии наблюдалась через несколько минут после рождения, затем – через неделю. В дальнейшем периодизм линек до возраста четыре месяца, или около трех лет по «природному календарю», составлял две недели и постепенно достиг 25–30 дней, но встречаются особи, нормально линяющие существенно реже – примерно раз в 60 дней. Другие наблюдения за гадюками, родившимися в условиях неволи (Павлов А. 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 змей. Сходную периодичность линек обыкновенной гадюки (каждые 5–6 недель) отмечает Е. Фроммхольд (Frommhold, 1964). В Карелии частота смены покровов у обыкновенных гадюк испытывает три явных подъема: в середине – конце мая, в июле, в середине – конце сентября. Но в осеннее время «линяют, очевидно, далеко не все животные, многие уходят на зимовку в старой шкурке. Это особенно хорошо заметно весной, когда часть особей еще до весенней линьки имеет относительно яркие покровы, а другая часть – тусклые и побуревшие» (Коросов, 2010, с. 89).

Частые линьки – 9–10 раз в первый год – при интенсивном росте гадюк в специальных условиях неволи отмечают В.Н. Грубант и соавторы (1973б). Нарушения линьки могут затормозить и даже остановить рост змей (Десятков, 1977). Помимо ростовых линек существуют линьки, направленные в основном на регенерацию поврежденных покровов (Десятков, 1977; Соколов, 1989).

См. также разделы «Размножение» и «Питание».

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). З.В. Белова (1989) на основании повторных встреч меченых змей определила продолжительность жизни обыкновенной гадюки на территории Дарвинского заповедника в 11–12 лет. Однако многолетними наблюдениями за мечеными гадюками, проведенными в Чехии и Англии, установлено, что возраст некоторых самцов в естественных условиях может превышать 20 лет (Voženilek, 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. В более поздней работе им (Коросов, 2010) приводятся результаты прямых наблюдений: так, из числа помеченных особей одна особь встречена через 12 лет. Судя по промерам при мечении (57 см), этой гадюке было тогда не менее пяти лет. Следовательно, возраст ее при последнем отлове должен составлять, как минимум, 17 лет.

Питание. «Обыкновенная гадюка – это активный хищник, осваивающий на пути своих кормовых перемещений обширные площади <...>. Стимулом к охоте служит, как и у других животных, снижение глюкозы в крови при сохранении достаточно высокой температуры тела (не ниже 12 °С)» (Коросов, 2010, с. 182).

Основу питания обыкновенной гадюки составляют мелкие позвоночные: в Волжском бассейне это – в первую очередь, млекопитающие (землеройковые, мыши, полевки, мышовки). Гадюками данного вида потребляются здесь также земноводные (обыкновенный и гребенчатый тритоны, краснобрюхая жерлянка, чесночница Палласа, серая и зеленая жабы, остромордая, травяная, озерная, съедобная и прудовая лягушки), ящерицы трех видов (живородящая, прыткая и веретеница), ужи (обыкновенный и водяной), яйца птиц, птенцы (мородунка, желтая трясогузка, лесной конек, садовая и серая славки, болотная камышовка, восточный соловей, жаворонок полевой) и ряд других животных (Рузский, 1894; Положенцев, 1937, 1941; Попов и др., 1954; Огороков, 1964; Чан Кьен, 1967; Жаркова, 1971; Гаранин, 1976, 1977а, 1983, 1995а; Белова, 1978б; Ушаков, 1980; Приезжев, Попова, 1983; Ушаков, Пестов, 1983; Ермаков, 1997; Бакиев, 1998; Завьялов, Табачишин, 1998; Павлов П., Павлов А., 2000; Кривошеев, 2002б, 2006; Павлов П., 2002, 2004; Лазарева, 2003б; Песков, 2003; Табачишин и др., 2003, 2006; Бакиев и др., 2008б, 2009 и др.).

Приведем некоторые конкретные сведения из Волжского бассейна.

П.А. Положенцев (1937, с. 94) пишет о питании обыкновенной гадюки в Среднем Поволжье: «Пищу гадюк составляют преимущественно мышевидные грызуны, а также землеройки».

М.Л. Калецкая (1953) для определения состава пищи обыкновенной гадюки в Дарвинском заповеднике вскрыла желудки 165 змей, пойманных в 1947–1951 гг. Количество пустых желудков было 111, что составляет 67%. В наполненных желудках отмечены мелкие млекопитающие, птенцы, премыкающиеся и земноводные (табл. 26). В этом же заповеднике, по более поздним (1965–1966 гг.) материалам Чан Кьена (1967), взрослые гадюки «поедают лягушек (*Rana esculenta*, *Rana temporaria*), ящериц (*Lacerta agilis*, *L. vivipara*), птенцов и мелких млекопитающих (*Sorex araneus*, *Microtus arvalis*, *Clethrionomys glareolus*). Наиболее часто поедается *M. arvalis*» (с. 9). З.В. Белова (1978б), собиравшая материал по питанию обыкновенной гадюки на территории Дарвинского заповедника в 1969–1978 гг., отмечает пищу в желудочно-кишечном тракте у 99 гадюк из 940 обработанных (10,5%). Корма гадюки состоят из четырех групп: земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Земноводные в кормах представлены тритоном, остромордой и травяной лягушками,

пресмыкающиеся – веретеницей, живородящей и прыткой ящерицами, птицы – птенцами мелких воробьиных птиц. Группу млекопитающих составляют землеройка, мышь и полевки (обыкновенная, рыжая, полевка-экономка, водяная). Распределение гадюк с пищей по месяцам представлено в табл. 27.

Таблица 26

Содержимое 54 желудков обыкновенной гадюки в Дарвинском заповеднике
(по: Калецкая, 1953)

Пищевые объекты	Количество желудков	
	абс.	%
Всего мелких млекопитающих	31	57,4
обыкновенная землеройка	1	1,8
обыкновенная полевка	21	38,9
пашенная полевка	1	1,8
рыжая полевка	6	11,1
мышовка северная	1	1,8
водяная крыса	1	1,8
Всего птенцов	6	11,1
мородунка	2	3,7
жаворонок полевой	1	1,8
желтая трясогузка	1	1,8
птенцы (ближе неопределенные)	2	3,7
Всего амфибий и рептилий	19	35,2
живородящая ящерица	7	12,9
прыткая ящерица	1	1,8
остромордая лягушка	10	18,5
травяная лягушка	1	1,8

Таблица 27

Распределение по месяцам гадюк с пищей в Дарвинском заповеднике
(по: Белова, 1978б, с. 20)

Месяц	Число обработанных гадюк	Число гадюк с пищей	Группы кормов			
			земноводные	пресмыкающиеся	птицы	млекопитающие
апрель	183	5	4	0	0	1
май	169	10	2	5	0	3
июнь	164	22	4	1	2	15
июль	186	34	3	5	3	23
август	130	12	1	2	1	8
сентябрь	104	16	4	5	0	7
октябрь	4	0	0	0	0	0
Всего	940	99	18	18	6	57

По данным О.Г. Лазаревой (2003б), в пищевом рационе гадюк из Ивановской области преобладают мелкие млекопитающие, составляя 67% добычи (47% – грызуны, 20% – буроzubки). В рацион входят также ящерицы (20%) и птицы (13%). Доля желудков с млекопитающими – 63%, с ящерицами и с птицами – по 18% (Лазарева, 2003б).

В.А. Ушаков (1980) в июне 1977 г. на северо-востоке Горьковской области обнаружил у одной гадюки в желудке остромордую лягушку, у остальных – серых полевок (желудки шести самцов и одной самки содержали по одной полевке, желудок одной самки – две половозрелых полевки, желудок еще одной самки – шесть неполовозрелых полевок). В более поздней работе (Ушаков, Пестов, 1983), относящейся к тому же району, приведены материалы исследований, проведенных в весенне-летние периоды 1977, 1979 и 1980 гг.:

мелкие млекопитающие отмечены в 31 из 40 (77,5%) наполненных желудках, остальные пищевые объекты представлены остромордой и травяной лягушками (табл. 28). Описано поедание гадюкой мертвой лягушки: «Днем 28 мая 1979 г. в 12 ч 25 мин нами была обнаружена гадюка, пытавшаяся проглотить мертвую, уже обсохшую травяную лягушку» (с. 79).

Таблица 28

Содержимое желудков обыкновенных гадюк в районе заброшенного лесного поселка на правом берегу р. Пижма в Горьковской области (по: Ушаков, Пестов, 1983)

Пищевые объекты	Количество желудков		Количество экземпляров	
	абс.	%	абс.	%
лягушка остромордая	5	12,5	5	9,6
лягушка травяная	4	10,0	4	7,7
полевка серая	21	52,5	26	50,0
полевка рыжая	3	7,5	3	5,8
полевка водяная (juv.)	1	2,5	1	1,9
мышовка лесная	1	2,5	1	1,9
мышевидный грызун (ближе неопределенные остатки, juv.)	3	7,5	10	19,3
бурузубка обыкновенная	2	5,0	2	3,8
Всего	40	100,0	52	100,0

П.В. Павлов (2000б), отмечая в заповеднике «Приволжская лесостепь» обыкновенную гадюку на участках «Борок» и «Верховья Суры», пишет: «По данным, полученным на основании осмотра желудков, у 63% гадюк они оказались пустыми, у 37% в желудках находилась пища. Анализ пищевых объектов показал, что в питании гадюки преобладают мышевидные грызуны (60%). Живородящую ящерицу поедают в основном молодые змеи (30%), в 10% случаев поедалась остромордая лягушка. Интересно отметить, что змеи, видимо, выедают целые семьи грызунов. Так, в одном случае в желудке оказалась одна крупная полевка и две молодых» (с. 65).

А.С. Мальчевский (1941) в желудке обыкновенной гадюки, добытой в Тимашевской лесной полосе на территории нынешней Самарской области, отметил степного грызуна – степную пеструшку. По данным А.Г. Бакиева и соавторов (2009) за 1979–2009 гг., млекопитающие составили содержимое 37 из 44 (84,0%) наполненных желудков обыкновенных гадюк из Самарской области (табл. 29). При этом земноводные и пресмыкающиеся отмечены только в желудках неполовозрелых особей, что подтверждается более поздним примером с Самарской Луки (рис. 65).

В.А. Кривошеев (2006) приводит следующие данные о содержимом желудков молодых особей в 7 км северо-восточнее с. Каранино Сенгилеевского района Ульяновской области: у самки ($L. = 196$ мм, $L.cd. = 25$ мм) – живородящая ящерица (04.07.2002); у самки ($L. = 362$ мм, $L.cd. = 47$ мм) – три новорожденных полевки (04.08.2002); у самца ($L. = 181$ мм, $L.cd. = 24$ мм) – остромордая лягушка (04.08.2002).

А.А. Ткаченко (1971) пишет, 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).

Е.В. Завьялов и В.Г. Табачишин (1998) пишут: «В питании нижеволжских популяций гадюк преобладают мелкие млекопитающие: обыкновенная и восточноевропейская (22,8%), рыжая полевки (76,2%). Встречи амфибий (*Rana arvalis* и *R. ridibunda*) и рептилий (*Lacerta agilis* и *L. vivipara*) в составе добычи гадюк носят единичный характер» (с. 183).

Таблица 29

Содержимое желудков обыкновенных гадюк из Самарской области (по: Бакиев и др., 2009)

Пищевые объекты	Количество желудков		Количество экземпляров	
	абс.	%	абс.	%
озерная лягушка	1	2,3	1	2,2
чесночница Палласа	1	2,3	1	2,2
веретеница обыкновенная	1	2,3	1	2,2
прыткая ящерица	1	2,3	1	2,2
водяной уж	1	2,3	1	2,2
птицы (ближе неопределенные остатки)	2	4,5	2	4,5
полевка рыжая	22	50,0	22	48,9
полевка серая	5	11,3	5	11,1
полевки (ближе неопределенные остатки)	6	13,6	7	15,6
мышь лесная	1	2,3	1	2,2
грызуны (ближе неопределенные остатки)	2	4,5	3	6,7
бурозубки (ближе неопределенные остатки)	1	2,3	1	2,2
Всего	44	100,0	45	100,0



Рис. 65. Молодая обыкновенная гадюка и извлеченная из ее желудка озерная лягушка 3 августа 2013 г. (Самарская обл., Волжский район, Национальный парк «Самарская Лука», берег Змеиного затона)

В работе А.Т. Божанского (1986) представлены результаты изучения питания обыкновенной гадюки летом 1974–1977 гг. в северо-западных регионах европейской части СССР (Московская, Калининская, Ленинградская Псковская, Вологодская и Архангельская области, Карельская АССР), большинство из которых относится к Волжскому бассейну. Автор сообщает, что в районах работы рацион весьма разнообразен, но основу его составляют грызуны (табл. 30). В трех основных летних местах обитания (лесные сфагновые болота, плакорные закустаренные луга, опушки хвойно-мелколиственного леса) отмечено преобладание в рационе серых полевков. Сравнив результаты учета мышевидных грызунов и данные по питанию змей на площадках, Божанский отметил избирательность в питании гадюк по отношению к серым полевкам. Автором подчеркиваются различия в питании половозрелых и молодых змей. Так, у шести из семи особей в возрасте 1–2 года в желудках обнаружены живородящие ящерицы, в одном случае отмечен каннибализм, т.е. основу питания молодых гадюк составили рептилии.

Таблица 30

Содержимое желудков обыкновенных гадюк ($n=44$) из северо-западных регионов европейской части СССР (по: Божанский, 1986)

Пищевые объекты	Количество желудков		Количество экземпляров	
	абс.	%	абс.	%
бурые лягушки	6	13,6	7	12,0
живородящая ящерица	8	18,1	8	13,6
обыкновенная гадюка	1	2,3	1	1,7
птицы воробьинообразные (ближе неопределенные остатки)	1	2,3	1	1,7
горностай (детеныш)	1	2,3	1	1,7
бурозубки (ближе неопределенные остатки)	2	4,6	2	3,4
полевка рыжая	4	9,1	7	11,9
полевка серая	17	38,6	28	47,5
мышовка	1	2,3	1	1,7
мышь лесная	3	6,8	3	5,1
Всего	44	100,0	59	100,0

Случай каннибализма описан из Ленинградской области: в пищевой пробе от взрослой гадюки, пойманной в конце лета 2012 г., отмечены остатки мелкой гадюки (Васильева, Дурнев, 2012).

В Беларуси пищевой рацион гадюк в возрасте до трех лет ($L.+L.cd.$ до 35 см) был представлен только одним видом – живородящей ящерицей, причем у молодых змей изредка встречались хвосты живородящих ящериц, до трех одновременно (Дробенков, 2005). К востоку от Волжского бассейна, в Южном Зауралье, по сведениям С.И. Волынчика и В.П. Старикова (1997), неполовозрелые особи обыкновенной гадюки с длиной тела до 380 мм (0–3 года) – на 100% заурофаги.

А.В. Коросов (2010) пишет: «Обыкновенная гадюка – это активный наземный хищник, который охотится на все, что движется или пахнет, но невысоко над землей и не в воде. Специфика питания в определенной местности связана только с доступностью тех или иных объектов питания» (с. 188). А.Е. Чегодаев (1990) подразделяет обыкновенных гадюк на «мышатниц» и «лягушатниц». С.А. Чернов (1953б) связывает такие внутривидовые особенности питания с влажностью местообитаний: «В более сухих местах в составе пищи очень большую роль играют мелкие грызуны, полевки разного возраста – от новорожденных до взрослых, мыши, молодые водяные крысы, в более влажных – бесхвостые земноводные» (с. 211). Однако М.Л. Калецкая (1953) сообщает о питании обыкновенной гадюки в Дарвинском заповеднике: «Мышевидные грызуны являются явно предпочитаемой пищей гадюк. Несмотря на то, что в заповеднике их очень мало, они встречаются в желудках гадюк гораздо чаще, чем более многочисленные и более доступные ящерицы и лягушки. На лугах, где было много колоний серой полевки, скопилось значительное количество гадюк. Так, например, на лугах по р. Заблудашке гадюк было настолько много, что за ними в течение всего лета регулярно охотился орел змееяд (*Circaetus ferox*)» (с. 184). Т.С. Васильева и Ю.А. Дурнев (2012, с. 26) обращают внимание на отсутствие земноводных во всех исследованных ими пищевых пробах (56 проб от взрослых гадюк из бассейна среднего течения р. Луга), представляющееся авторам труднообъяснимым, «тем более, что в пойме Луги травяная лягушка (*Rana temporaria*) является массовой потенциальной жертвой змей».

По мнению А.В. Коросова (2003), изучавшего питание обыкновенной гадюки в Карелии, первыми жертвами змей данного вида могут служить только лягушки и тритоны. Но у родившихся в неволе обыкновенных гадюк черной формы из Харьковской области Украины по мере роста все же проявляется дифференцированное отношение к пище: одни предпочитают мышей, другие – крысят, третьи охотно поедают и то, и другое (Грубант и др.,

1972). Кормление молодых гадюк серой формы из Сумской области Украины, Московской и Ленинградской областей России начинается с лягушек, это – обязательное условие их выращивания (Грубант и др., 1973б).

При оценке питания рептилий следует всегда принимать во внимание возможность идентификации потребляемых объектов. Экспериментально установленный коэффициент использования (ассимиляции) пищи для обыкновенной гадюки составляет 86,3% (Romianowska-Pilipiuk, 1974), и в ее пищеварительном тракте часто не сохраняются элементы, позволяющие точно устанавливать видовую принадлежность жертвы. В первую очередь это касается некоторых беспозвоночных.

Н.В. Шибанов (1939), П.В. Терентьев и С.А. Чернов (1949), М.Г. Сорокин (1959), В.И. Окороков (1964), В.Е. Киселев (1986) упоминают о потреблении молодыми гадюками насекомых, А.Г. Банников и соавторы (1977) – насекомых, моллюсков и червей, В.М. Ануфриев и А.В. Бобрецов (1996) – насекомых и земляных червей, В.Ф. Хабибуллин (2001) – насекомых, слизней, дождевых червей. 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.Г. Табачишин и соавторы (2003) обнаружили в «нижневолжских популяциях» (бассейн Волги и Дона: Саратовская область, север Волгоградской, юг Пензенской и Ульяновской областей) в составе добычи – наряду с наземными позвоночными (полевки, птенцы мелких воробьиных птиц, ящерицы, лягушки) – «хитинизированные остатки насекомых, по-видимому, попавшие из желудков питающихся насекомыми животных, ставших добычей этих гадюк» (с. 86). Г.С. Марков и соавторы (1969), исследовавшие питание 7 обыкновенных гадюк на правом берегу р. Медведица (бассейн Дона, Волгоградская область), в содержимом желудков отметили остатки не только пяти мышевидных грызунов, но и четырех насекомых («жуки и их личинки» – 1, «другие насекомые» – 3). По словам К.Ф. Кесслера (Никольский, 1916, с. 240), у мелких экземпляров обыкновенной гадюки случалось находить «насекомых, особенно кузнечиков и жуков».

Т.С. Васильевой и Ю.А. Дурневым (2012) в пищевых пробах от взрослых гадюк из бассейна среднего течения р. Луга (Ленинградская область) обнаружены – наряду с позвоночными и птичьими яйцами – раковина брюхоногого моллюска (*Planorbis* sp.), насекомые (личинки и имаго чернотелок Tenebrionidae, жесткокрылые Coleoptera и представители насекомых Insecta, которые точнее не определены), растительные остатки (хвоя ели, корни и семена травянистых растений), почвенные частицы. При этом авторы склоняются к мнению, что находки беспозвоночных и растений могут быть обусловлены случайным заносом с почвенными частицами и вторичным заносом через желудки птиц и млекопитающих.

В.К. Жаркова (1971) в книге, посвященной животному миру Рязанской области, пишет, что обыкновенные гадюки «поедают яйца гнездящихся на земле птиц» (с. 55). Т.С. Васильева и Ю.А. Дурнев (2012) отмечают остатки яичной скорлупы птиц из отрядов воробьинообразных Passeriformes и ржанкообразных Charadriiformes в питании взрослых особей обыкновенной гадюки на юге Ленинградской области. Скорлупа птичьих яиц обнаружена ими в 21 из 43 пищевых проб от гадюк, пойманных в мае-июне 2012 г. Окраска скорлупы и ее толщина позволяют предполагать, что заметное участие в рационе гадюки принимают яйца пеночки-веснички *Phylloscopus trochilus*. Кроме яиц мелких воробьиных птиц, в одном случае обнаружена скорлупа яйца какого-то кулика, имеющая типичную окраску и толщину (Васильева, Дурнев, 2012).

А.В. Коросов (2010), изучавший питание обыкновенной гадюки в Карелии, пишет: «Отмечена явная направленность охотничьих перемещений гадюк к гнездам сразу после

вылупления птенцов. Яйцами гадюки не питаются, но готовы ради поживы забираться к гнездам с птенцами, расположенным на ветках деревьев на пятиметровой высоте» (с. 182). Охотясь на грызунов, обыкновенная гадюка может забираться в норы (Цееб, 1951). «Змея на охоте медленно передвигается, анализируя с помощью языка и яacobсонова органа химические следы пребывания кормовых объектов на обследуемой территории и следуя по этим следам до местоположения жертвы или ее гнезда (мелких млекопитающих)» (Коросов, 2010, с. 182).

Если змея охотится, подстерегая свою добычу, то при ее приближении гадюка быстро выбрасывает переднюю часть тела и кусает. «Через некоторое время она начинает ползти, ориентируясь с помощью языка и яacobсонова органа, по следам укушенного животного, успевшего отбежать или отпрыгнуть, находит и заглатывает его» (Чернов, 1953б, с. 211). Активную охоту обыкновенной гадюки описывает А.В. Коросов (2010): «Когда гадюке встречается подходящий по размерам объект питания, она быстро и «заинтересованно» к нему ползет, довольно высоко приподнимая над землей голову и сгибая шею. Приблизившись на длину броска, она один раз быстро кусает объект, с усилием выдергивает глубоко вонзившиеся зубы и начинает наблюдать за перемещением жертвы. Если укушенное животное быстро движется (мечется от боли), змея кусает его еще 1–2 раза и активно преследует, стараясь не терять из вида. Скрывшуюся из глаз жертву преследует по запаховым следам. <...> Дождавшись рядом с агонизирующей жертвой ее гибели, гадюка приступает к заглатыванию – причем обычно с головы. Для определения, где у жертвы находится голова, гадюка начинает водить по ней кончиком морды, перемещая свою голову в направлении наибольшего сопротивления волос или перьев. Добравшись таким образом до головы жертвы, хищник начинает ее заглатывать. Однако с лягушками гадюки нередко ошибаются, начиная заглатывать их с каудальных частей. Интересно, что нередко гадюки начинают заглатывать тела жертв, убитых не ими. Мы неоднократно наблюдали ситуацию, когда уже поедаемую лягушку с противоположной стороны начинает заглатывать другая змея (это может привести к гибели обеих гадюк)» (Коросов, 2010, с. 182–183). Молодые же гадюки, по данным И.С. Даревского (1949), лягушат поедают живьем, не выпуская их изо рта после первого нападения на них. Продолжительность заглатывания зависит от размеров объекта и составляет от 1 до 20 мин. (Коросов, 2010).

Для кормления содержащихся в неволе обыкновенных гадюк часто используются лабораторные линии серых и белых домовых мышей *Mus musculus*, реже – альбиносы крысы *Rattus norvegicus*. При этом в случае одинаковых размерно-весовых характеристик кормовых животных гадюки явное предпочтение отдают мышам, и при кормлении одними крысами на 4–5 кормление, показывая все стадии кормодобычи (до хемосенсорного исследования), отказываются от заглатывания умерщвленных крыс. Такое предпочтение на основе обонятельных реакций проявляется и при кормлении заготовленными тушками мышей и крыс обыкновенных гадюк из Поволжья (Павлов А., 1998). Однако, как упоминалось выше, по данным В.Н. Грубанта и соавторов (1972), часть гадюк, которых родили в неволе самки из Харьковской области Украины, предпочитала питаться разрезанными крысятами. О.А. Бережной (1989) успешно выращивал змей данного вида в неволе, скармливая им питательные смеси, составленные из рыбного фарша, животного жира и мяса, органических и минеральных добавок.

В уловиях искусственного содержания предпочитаемыми кормами в объединенной выборке вида со Средней Волги (Мари Эл, Татарстан, Чувашия) являются грызуны (Павлов А., 1995, 1998). По данным А.В. Павлова (1995), в период адаптации при клеточном содержании, длящемся от трех недель до четырех месяцев, начинают питаться 57% ($n=166$) особей.

Одной из причин отказа от пищи в неволе может быть недостаток движений: «Необходимость достаточно продолжительного моциона во время охоты настолько прочно входит в видовой стереотип питания, что гадюки, лишённые в лабораторном террариуме

возможности передвигаться на значительные расстояния, перестают питаться» (Коросов, 2010, с. 182).

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.

В.Е. Киселев (1986) пишет: «После удачной охоты гадюка не появляется из своего убежища 2–3 дня» (с. 20). Совсем иначе описывает поведение насытившихся гадюк А.В. Коросов (2010). По данным последнего, гадюки стремятся быстрее переварить пищу и поэтому активно прогреваются, для них максимальная добровольная температура принимает наибольшие значения. Переваривание крупной добычи в оптимальных условиях длится 4 дня, при переменной погоде – дольше. Окончание процесса характеризуется тем, что животные на некоторое время (4–10 дней) становятся пассивными, не проявляют интереса ни к пище, ни к высоким температурам. В природе этот период они проводят, по всей видимости, в легких и подземных укрытиях, почти не появляясь на поверхности. Затем цикл повторяется. Факт недавнего питания можно зарегистрировать, когда во время отлова гадюка в целях самозащиты «выстреливает» содержимое клоаки. Темные, бурые, черные выделения густой консистенции свидетельствуют о недавно переваренном животном (после охоты прошло около 10 дней – по наблюдениям в неволе). Если выделения желтые, значит, гадюка давно не ела (две недели и более). На основании цвета весенних выделений у гадюк в Карелии можно заключить, что некоторая часть самцов питается сразу же после выхода с зимовки, но большинство – после спаривания, а многие фертильные самки начинают питаться до спаривания (Коросов, 2010).

Трофика обыкновенных гадюк, кроме нерегулярности питания, отличается еще одной связанной с ней особенностью – относительно высоким индексом наполнения желудка. Дробенков (2005) сообщает о самке, в желудке которой были обнаружены три птенца общей массой 51,2 г, что составляет 75,3% от массы самой змеи. Наибольшие относительные размеры жертв характерны для неполовозрелых особей, питающихся ящерицами. Так, перезимовавший гадючонок массой 4,1 г способен убить и переварить взрослую ящерицу почти такой же массы – 4,0 г, при этом индекс наполнения желудка достигает 97,6%. В отличие от абсолютных показателей, которые заметно связаны с массой змеи ($r=0,644$), удельные значения потребления пищи почти не зависят от массы, длины и половой принадлежности обыкновенных гадюк. Повышению эффективности питания змей, поедающих добычу относительно крупных размеров, способствует использование яда, направленного не только на иммобилизацию жертвы, но и ее переваривание (Дробенков, 2005). Кроме этого, следует учитывать феномен «индуцированного аутолиза»: пищеварение змей на начальных стадиях усиливается за счет ферментов самой жертвы (Уголев, Цветкова, 1984; Уголев, 1991).

Находки фрагментов взрослых серых крыс (*Rattus norvegicus*) – грызуна, который по размерам не может быть добычей даже крупных гадюк – объясняются их способностью поедать крыс, раздавленных автомобилями (Васильева, Дурнев, 2012). Мы можем предложить еще один вариант объяснения: гадюки поедают остатки крыс, добытых и недоеденных другими хищниками. Правда, такие случаи с гадюками в природе нами не отмечались, но наблюдались с другими видами змей.

Ежегодные потребности в пище для одной гадюки составляют 100–200% от собственной массы тела (Schiemenz, 1978; Коросов, Фомичев, 2008). Для взрослой гадюки энергетическое содержание ежегодных пищевых потребностей оценено примерно в 350 ккал, этот расчет ведет к среднему потреблению 10 полевок средней величины на взрослую гадюку в год (Pomianowska, 1972, цит. по: Nilson u.a., 2005; Pomianowska-Pilipiuk, 1974).

Согласно данным, полученным в Беларуси и на сопредельных с ней территориях (Дробенков, 1996, 2005), среднесуточный рацион питания в природе у самцов младшей возрастной группы (45–55 см) составляет 0,62–2,84 ($1,9 \pm 0,19$) г/сут., самцов старшей группы (56–76 см) – 1,10–3,98 ($2,4 \pm 0,23$) г/сут., у самок младшей группы (55–60 см) – 1,12–6,58 ($3,5 \pm 0,38$) г/сут. и самок старшей группы (61–80 см) 0,98–9,00 ($4,0 \pm 0,47$) г/сут., у неполовозрелых особей (до 45 см) – 0,18–1,56 ($0,9 \pm 0,10$) г/сут. В основу расчетов положены данные о массе пищевого содержимого желудка и предполагаемой периодичности питания (Дробенков, 1996, 2005). При клеточном содержании, по истечении периода адаптации, когда обыкновенные гадюки начинают самостоятельно питаться, потребление живых и заготовленных кормов на одну взрослую гадюку ($L \geq 400$ мм) в пересчете на вес составляет 32,5–52,1 г/месяц (Павлов А., 1998). В террариуме, при режиме питания *ad libitum* обыкновенные гадюки охотятся примерно раз в неделю (потребляя в среднем 10–20 г пищи), в 2–3 раза чаще, чем в природе; самки сходных размеров из неволи оказываются более упитанными, чем из природы (Коросов, 2010).

У обыкновенной гадюки переваривание пищи начинается уже при 10°C, постоянная температура при искусственном содержании вредна (Naulleau, 1983, 1986). В неволе линяющие гадюки питаются реже, чем линные (Коросов, 2010). Сразу 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 наблюдениям в Тамбовской области (Лада, 1981), только две особи из 74 пойманных в апреле, оставили экскременты. В мае месяце, включающем период спаривания, активность питания несколько повысилась: экскременты оставили 6 из 35 особей. С июня до ухода на зимовку в конце сентября гадюки интенсивно питались: почти все особи оставляли экскременты или отрыгивали добычу, либо ее обнаруживали при вскрытии змей.

С.И. Волынчик (2002), основываясь на результатах собственных исследований в Южном Зауралье, пишет о трофической активности в течение сезона, что она «довольно однообразна, пик ее приходится на период с третьей декады июля до второй декады сентября. Период трофической активности заканчивается, для большей части особей, к середине сентября; во второй его половине охотятся лишь единичные особи (4.7%). В октябре у всех обследованных змей ($n=23$) желудки были пустые» (с. 20).

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).

В.Н. Грубант и соавторы (1972) описывают выращивание молоди гадюк, которая появлялась в террариумных условиях от беременных самок, отловленных в Харьковской области Украины. При этом обращается внимание на случай, когда родившиеся в неволе гадюки, не приняв пищи, уходили в зимовку и погибали от истощения лишь к десятому месяцу жизни, а одна дожила до года. П.А. Дрягин в статье о рептилиях и амфибиях Вятского края (1926) сообщает о случае, когда пойманная в конце апреля 1921 г. гадюка прожила в биологическом кабинете пединститута 5 месяцев без пищи.

3.2. ВОСТОЧНАЯ СТЕПНАЯ ГАДЮКА, ИЛИ ГАДЮКА РЕНАРА, ИЛИ РЕНАРОВА ГАДЮКА

Восточную степную гадюку, присвоив ей название *Pelias renardi*, описал Гуго Фёдорович (Хуго Теодор) Христоф (см. рис. 17). В статье, содержащей описание этой змеи (Christoph, 1861), автор сообщает, что назвал новый вид *P. renardi* в честь своего высокоуважаемого друга и покровителя, господина статского советника, носящего фамилию Renard: «Ich benenne sie nach meinem hochverehrten Freunde und Gönner, Herrn Staatsrath v. Renard, Pelias Renardi» (S. 600). Речь явно идет о Карле Ивановиче Ренаре (рис. 66), служившем тогда в должности секретаря Императорского московского общества испытателей природы, будущем вице-президенте (1872–1884) и президенте (1884–1886) данного общества, в «Бюллетене» которого опубликовано Христофом описание *P. renardi*. Фамилия Renard – французского происхождения, с непроизносимой буквой «d» на конце. Поэтому предпочтительней писать по-русски в данном случае «Ренар», а не «Ренард», как мы это делали в некоторых публикациях (например: Бакиев и др., 2008а).

Христоф (Christoph, 1861) отмечает гадюк описанного вида вблизи с Сарептой. Он сообщает, что находил их постоянно в степи и только однажды осенью нашел самку на поросших вербой и различными низкими кустарниками волжских предгорьях: «Ich habe diese Schlange stets in der freien Steppe gefunden, nur einmal fing ich im Herbst ein ♀ auf einem mit Weidenbäumen und verschiedenem niederen Gesträuch bewachsenen Wolgavorland» (p. 604). По словам Христофа, эти змеи встречались ему повсюду в степях в окрестностях Сарепты: «Ich habe in der Umgegend von Sarepta allenthalben in der Steppe diese Schlange gefunden» (p. 606). Таким образом, типовая территория этого таксона – степи и волжские предгорья рядом с Сарептой. Место в правобережной части бассейна Нижней Волги, где тогда располагалась немецкая колония Сарепта, находится ныне в Красноармейском районе Волгограда. Здесь, в музее-заповеднике «Старая Сарепта», сохранились элементы бывшей немецкой колонии (рис. 67). В окрестностях заповедника, например, около границы Красноармейского городского района со Светлоярским районом Волгоградской области, до сих пор встречаются гадюки Ренара (рис. 68).



Рис. 66. Карл Иванович Ренар (1809–1886)



Рис. 67. Кирха, освященная в 1772 г. (г. Волгоград, Красноармейский район, музей-заповедник «Старая Сарепта», 12 мая 2014 г.)



Рис. 68. Типовая территория восточной степной гадюки у границы Красноармейского района г. Волгоград со Светлоярским районом Волгоградской области (2005 г.)

Приведем латинские названия ренаровой гадюки, которыми она, по нашему мнению, – кроме *Vipera renardi*, *V. r. renardi* и *V. r. bashkirovi* – обозначалась для Волжского бассейна.

Coluber berus – Лепехин, 1771: 415; Pallas, 1799: 112, 114; Georgi, 1801: 1879.

Coluber cerastes (?) – Georgi, 1801: 1878.

Coluber foetidus – Georgi, 1801: 1884.

Vipera cerastes (?) – Pallas, [1814]: 48; Eichwald, 1831: 172.

Vipera berus – Pallas, [1814]: 50; Eichwald, 1831: 172, 1841: 129; Eversmann, 1845:124; Becker, 1855: 473; Штраух, 1868: 287; Strauch, 1873: 206; Зарудный, 1896: 368.

Pelias renardi – Christoph, 1861: 600; Дунаев, Орлова, 2012: 302.

Pelias berus – Кесслер, 1871: 75.

Coluber renardi – Никольский, 1916: 214; Орлов, Фенюк, 1927: 49, 54, 59; Орлов, 1928: 13; Предтеченский, 1928: 11, 13, 28; Башкиров, 1929а: 143; Бажанов, 1930: 69; Волчанецкий, Яльцев: 1934: 64.

Vipera renardi – Понятский, 1931: 585.

Coluber renardi – Ралль, 1935: 60.

Vipera ursini renardi – Терентьев, Чернов, 1949: 269; Чернов: 1954: 152; Банников и др., 1977: 322; Киреев, 1982: 7; Боркин, Даревский, 1987: 41; Божанский, Никеров, 1994: 34; Табачишин и др., 1996: 62; Ананьева и др., 1998: 559; Бакиев и др., 1999а: 202; Хабибуллин, 1999: 10, 2001: 85; Полынова, Полынова, 2000: 67.

Vipera ursini – Попов и др., 1954: 61; Параскив, 1956: 171; Мартино, 1961: 109; Марков и др., 1962: 146, 1969: 198; Банников, Дроздов, 1969: 417; Банников и др., 1971: 271; Быков, 1981: 26; Шляхтин, Голикова, 1986: 18; Овезмухаммедов, 1987: 21; Орлов и др., 1990: 111; Гаранин, 1983: 88, 1995а: 24; Ильин и др., 1995: 22, 1999: 198; Яковлев и др., 1997: 140; Букреева, 1998: 16; Бакиев и др., 1999а: 201; Ждокова и др., 1999: 20; Завьялов и др., 1999: 31; Магдеев, 1999: 197; Орлова, Семенов, 1999: 446; Гаранин и др., 2000: 51; Соколов, Лада, 2000: 237; Litvinov, Ganshchuk, 2003: 98; Хабибуллин, 2004б: 70; Павлов П., Ермаков, 2005: 107; Чернобай, 2005: 263; Глаголев и др., 2008: 61.

Vipera ursinii renardi – Mertens, Wermuth, 1960: 203; Ведмедеря, 1981: 30; Тertyшников и др., 2002: 49; Arnold, 2003: 229; Кузьмин, Семенов, 2006: 94.

Vipera ursini – Овезмухаммедов, 1987: 25.

Vipera ursinii – Бакиев, Маленев, 1996: 19; Павлов П., 2001: 219; Завьялов и др., 2001: 101, 2002а: 68; Ждокова, Шляхтин, 2002: 50; Табачишина и др., 2002: 76, 2003б: 154; 2003в:

82; Ждокова, 2003а: 143, 2003б: 11; Кириллов и др., 2003: 30; Яковлев и др., 2005: 217.

Vipera ursini renardii – Табачишин и др., 1996: 62; Магдеев, Дегтярев, 2002: 93.

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

Vipera ursine – Гаранин, 1977а: 76; Старков, Уткин, 2001: 89.

Vipera (renardi) ursinii – Табачишин, Ждокова, 2002: 301; Кармышев, Табачишин, 2003: 26.

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

Морфологические характеристики. Цифровые материалы, характеризующие метрические и меристические признаки морфологии восточных степных гадюк, населяющих Волжский бассейн, представлены в табл. 31–45. Приводя эти сведения, следует отметить, что в табл. 31–36 и 42 объединены данные из Волжского бассейна с данными из сопредельных с ним территорий.

Таблица 31

Характеристика внешних морфологических признаков восточной степной гадюки из Саратовской области (по: Табачишин и др., 1996)

Признак	Пол	<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>min–max</i>
<i>L.</i>	самцы	5	431,0±13,4	395,0–478,0
	самки	11	508,2±9,5	480,0–558,0
	самцы и самки	16	479,0±10,0	395,0–558,0
<i>L.cd.</i>	самцы	5	60,0±4,2	50,0–75,0
	самки	11	56,6±0,8	50,0–62,0
	самцы и самки	16	57,8±1,33	50,0–75,0
<i>L./L.cd.</i>	самцы	5	7,31±0,32	6,37–8,40
	самки	11	8,97±0,07	8,60–9,44
	самцы и самки	16	8,35±0,17	6,37–9,44
<i>L.fr.</i>	самцы и самки	16	5,76±0,06	5,40–6,70
<i>Lt.fr.</i>	самцы и самки	16	3,84±0,04	3,40–4,40
<i>D.fr.ros.</i>	самцы и самки	16	4,88±0,02	4,60–5,10
<i>C.oc.</i>	самцы и самки	16	9,60±0,06	9–10
<i>Ventr.</i>	самцы	5	145,3±0,48	144–147
	самки	11	147,8±0,48	144–150
	самцы и самки	16	146,9±0,41	144–150
<i>Scd.</i>	самцы	5	34,6±0,48	33–36
	самки	11	28,0±0,42	26–32
	самцы и самки	16	30,5±0,45	26–36
<i>Sq.</i>	самцы	5	21±0,00	21–21
	самки	11	20,8±0,08	20–21
	самцы и самки	16	20,8±0,06	20–21
<i>Lab.</i>	самцы	5	9,0±0,00	9–9
	самки	11	8,8±0,08	8–9
	самцы и самки	16	8,8±0,05	8–9
<i>S.lab.</i>	самцы	5	9,0±0,00	9–9
	самки	11	9,5±0,09	9–10
	самцы и самки	16	9,4±0,08	9–10

Таблица 32

Характеристика внешних морфологических признаков восточной степной гадюки из северных районов Нижнего Поволжья (по: Табачишина и др., 2002; Табачишина, 2004)

Признак	$M \pm m / \min - \max$		t_{ϕ}
	самцы ($n=40$)	самки ($n=41$)	
<i>Ventr.</i>	144,4±0,31/139–149	148,1±0,27/144–152	8,984**
<i>Scd.</i>	35,1±0,20/32–38	26,0±0,23/21–29	29,865**
<i>Sq.</i>	20,9±0,02/20–21	21	–
<i>C.oc.</i>	9,5±0,12/8–11	9,7±0,09/8–11	1,333
<i>Ic.</i>	3,4±0,05/3–4	4,9±0,13/3–7	10,769**
Количество <i>S.lab.</i> , касающихся 1-й пары нижнечелюстных щитков (слева и справа)	4,2±0,05/4–5	4,1±0,03/4–5	1,715
Количество <i>Ic.</i> , касающихся переднего края лобного щитка	2,1±0,05/1–3	2,6±0,09/1–4	4,859**
<i>L./L.cd.</i>	7,04±0,08/6,11–8,73	9,07±0,12/6,37–10,52	14,076**
<i>L.cap./L.pil.</i>	1,35±0,009/1,16–1,46	1,35±0,009/1,19–1,47	–
<i>L.pil./Lt.cap.</i>	1,56±0,01/1,36–1,88	1,52±0,02/1,27–1,90	1,789
<i>L.cap./Lt.cap.</i>	2,15±0,02/1,84–2,51	2,006±0,003/	2,496
<i>Lt.cap./rl</i>	1,45±0,02/1,19–1,72	1,46±0,03/1,11–1,70	0,276
<i>L.fr./Lt.fr.</i>	1,66±0,02/1,27–1,96	1,72±0,02/1,36–2,07	2,122
<i>L.fr./L.par.</i>	1,29±0,01/1,00–1,48	1,25±0,02/1,07–1,64	1,788
<i>h nas./L.nas.</i>	1,12±0,01/0,88–1,32	1,08±0,01/0,87–1,34	2,828*
<i>Lt. ap./L.ap.</i>	0,98±0,03/0,71–1,20	1,12±0,06/0,79–1,31	2,089

Примечание: достоверность (по критерию Стьюдента): * – $P < 0,01$; ** – $P < 0,001$.

Таблица 33

Характеристика внешних морфологических признаков восточной степной гадюки из Калмыкии (по: Ждокова, 2003а)

Признак	Самцы, $n=38$		Самки, $n=28$		t_{ϕ}	P
	$M \pm m$ $\min - \max$	$CV \pm S_{CV}$	$M \pm m$ $\min - \max$	$CV \pm S_{CV}$		
<i>L.</i> , мм	449,0±1,12 339–575	15,34±1,76	430,4±1,54 325–576	19,01±2,54	1,78	>0,05
<i>L.cd.</i> , мм	63,7±1,2 51–79	11,73±1,35	46,3±1,71 32–67	18,43±2,61	3,98	<0,001
<i>L./L.cd.</i>	7,05±0,12 6,06–9,90	9,50±1,09	9,30±0,19 6,90–11,90	10,29±1,46	10,23	<0,001
<i>Ventr.</i>	144,1±0,47 138–150	2,92±0,23	147,50±0,36 143–152	1,83±0,24	5,93	<0,001
<i>Scd.</i>	35,2±0,29 32–38	5,01±0,58	25,5±1,88 21–30	9,40±1,33	5,12	<0,001
<i>Ventr./Scd.</i>	4,10±0,03 3,83–4,53	4,87±0,56	5,81±0,11 4,77–7,05	9,30±1,34	14,45	<0,001

Таблица 34

Значения индексов метрических признаков головы и ее элементов у восточной степной гадюки из Калмыкии (по: Ждокова, 2003а)

Признак	$M \pm m$ <i>min-max</i>		t_{ϕ}	P
	Самцы, $n=26$	Самки, $n=24$		
<i>L.cap./L.pil.</i>	1,38±0,02 1,31–1,62	1,56±0,03 1,25–2,02	2,32	<0,05
<i>L.cap./Lt.cap.</i>	1,22±0,01 1,08–1,32	1,29±0,02 1,26–1,39	3,18	<0,01
<i>L.pil./</i> ширина головы на уровне центров глаз	1,39±0,02 1,28–1,56	1,42±0,02 1,22–1,61	1,27	>0,05
<i>L.fr./L.par.</i>	1,18±0,02 0,98–1,34	1,22±0,03 0,95–1,48	3,46	<0,001
Вертикальный диаметр глаза/расстояние от нижнего края глаза до края рта	0,73±0,04 0,63–1,01	0,85±0,02 0,65–1,03	2,67	<0,05
Высота межчелюстного щитка/его ширина	1,13±0,04 0,82–1,62	1,25±0,02 0,97–1,42	2,68	<0,05
<i>h n.r./L.n.r.</i>	1,78±0,04 1,33–2,31	1,83±0,04 1,66–2,38	1,83	>0,05

Таблица 35

Морфологическая характеристика восточной степной гадюки из Саратовской области (по: Кармышев, Табачишин, 2003, с. 29)

Признак	Пол	Приволжская возвышенность		Заволжье	
		n	$M \pm m$ <i>min-max</i>	n	$M \pm m$ <i>min-max</i>
<i>L./L.cd.</i>	самцы	14	6,94±0,009 6,15–8,62	15	7,05±0,11 6,11–8,73
	самки	24	9,45±0,11 7,50–10,52	17	8,55±0,18 6,37–9,57
<i>L.cap./L.pil.</i>	самцы	14	1,33±0,02 1,18–1,41	15	1,36±0,01 1,16–1,46
	самки	24	1,34±0,01 1,19–1,47	17	1,37±0,01 1,22–1,47
<i>Ventr.</i>	самцы	14	145,7±0,57 143–149	15	143,7±0,38 139–148
	самки	24	148,8±0,37 144–152	17	147,1±0,26 145–149
<i>Scd.</i>	самцы	14	35,8±0,45 33–41	15	34,7±0,26 32–38
	самки	24	25,3±0,27 21–28	17	27,0±0,26 24–29
<i>Sq.</i>	самцы	14	21±0,0 21–21	15	20,9±0,04 20–21
	самки	24	21±0,0 21–21	17	21±0,0 21–21
<i>S.or.</i>	самцы	14	9,2±0,31 8–11	15	9,7±0,15 8–11
	самки	24	9,9±0,07 8–11	17	9,3±0,14 8–11

Таблица 36

Сравнение размеров и пропорций тела у самцов и самок из разных возрастных групп восточной степной гадюки на севере Нижнего Поволжья (по: Табачишина и др., 2003б, в)

Признак	Возрастная группа	Пол	<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>min-max</i>	<i>t_φ</i>
<i>L.</i> , мм	сеголетки	самцы	19	151,1±1,03	140,0–160,4	«2,932»* (2003б, с. 155); «3,607» (2003в, с. 83)
		самки	18	155,0±0,85	146,0–165,0	
	молодые	самцы	20	246,2±7,49	178,1–306,0	2,365
		самки	17	217,2±9,71	172,0–310,0	
	взрослые	самцы	34	394,3±4,49	340,0–480,0	1,796
		самки	25	414,4±10,25	327,5–535,0	
<i>L.cd.</i> , мм	сеголетки	самцы	19	20,6±0,33	18,0–23,0	5,147**
		самки	18	18,5±0,24	16,0–22,0	
	молодые	самцы	20	36,7±1,04	29,0–45,0	8,408**
		самки	17	23,6±1,16	17,0–35,0	
	взрослые	самцы	34	57,0±0,56	50,0–65,0	6,039**
		самки	25	47,5±1,47	36,0–75,0	
<i>L.cd./L.+L.cd.</i>	сеголетки	самцы	19	0,12±0,001	0,10–0,14	7,092**
		самки	18	0,11±0,001	0,09–0,12	
	молодые	самцы	20	0,13±0,001	0,12–0,14	21,276**
		самки	17	0,10±0,001	0,09–0,11	
	взрослые	самцы	34	0,13±0,001	0,10–0,14	13,416**
		самки	20	0,10±0,002	0,09–0,13	

Примечание: достоверность (по критерию Стьюдента): * – $P < 0,01$; ** – $P < 0,001$.

Таблица 37

Характеристика меристических признаков внешней морфологии ренаровых гадюк, отловленных на типовой территории *V. renardi*, в окрестностях бывшей Сарепты (по: Гаранин и др., 2004)

Признак	Пол	<i>n</i>	<i>min-max</i>	<i>M±m</i>
<i>Ventr.</i>	♂♂	2	136; 137	
	♀♀	11	138–146	142,55±0,87
<i>S.cd.</i>	♂♂	2	32; 36	
	♀♀	11	24–44	27,40±1,74
<i>Sq.</i>	♂♂	2	21	
	♀♀	11	21–21	21,00±0,00
<i>C.oc.</i> прав.+лев.	♂♂	2	20	
	♀♀	11	18–21	19,73±0,30
<i>Lab.</i> прав.+лев.	♂♂	2	17; 18	
	♀♀	11	18–19	18,27±0,14
<i>S.lab.</i> прав.+лев.	♂♂	2	19; 20*	
	♀♀	11	18–23	20,09±0,51

Таблица 38

Характеристика внешних морфологических признаков *Vipera renardi*
из заказника «Спасский» в Спасском районе Татарстана (по: Гаранин и др., 2004)

Признак	Пол	<i>n</i>	<i>min-max</i>	<i>M±m</i>
<i>Ventr.</i>	♂♂	25	120–154	144,44±1,41
	♀♀	45	140–152	147,91±0,38
<i>S.cd.</i>	♂♂	24	24–35	32,33±0,47
	♀♀	44	22–35	25,84±0,44
<i>Sq.</i>	♂♂	23	20–21	20,96±0,04
	♀♀	44	19–21	20,82±0,07
<i>C.oc.</i> прав.+лев.	♂♂	25	17–22	19,64±0,23
	♀♀	46	16–22	19,06±0,19
<i>Lab.</i> прав.+лев.	♂♂	25	16–19	17,76±0,16
	♀♀	47	14–18	17,47±0,14
<i>S.lab.</i> прав.+лев.	♂♂	25	16–21	18,28±0,23
	♀♀	45	15–21	18,09±0,18

Таблица 39

Морфологическая характеристика восточных степных гадюк, отловленных на типовых территориях *V. r. renardi* и *V. r. bashkirovi* (по: Ширяева, 2011)

Подвид	<i>V. r. renardi</i>		<i>V. r. bashkirovi</i>	
	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
Признак	<i>M±m</i> <i>min-max</i> <i>n</i>			
<i>L./L.cd.</i>	8,9±0,16 8,23–10,0 10	7,1±0,06 7,05–7,27 3	10,3±0,19 7,3–16,3 72	7,3±0,11 4,6–8,5 51
<i>Ventr.</i>	143,4±0,93 138–147 10	141,0±1,73 138–144 3	147,7±0,36 140–152 54	144,6±0,99 120–154 36
<i>S.cd.</i>	26,0±0,49 24–29 10	33,3±0,88 32–35 3	25,6±0,39 20–35 52	32,9±0,24 29–35 34
<i>Ic.</i>	4,0±0,30 3–5 10	3,7±0,33 3–4 3	4,6±0,50 2–7 9	4,4±0,34 2–6 11
<i>C.oc.</i>	20,2±0,20 19–21 10	19,3±0,67 18–20 3	19,1±0,18 16–22 55	19,6±0,18 17–22 36
<i>C.par.</i>	9,8±0,51 6–11 10	9,7±0,88 8–11 3	9,7±0,50 7–12 9	10,3±0,43 8–13 11
<i>Lor.</i>	9,4±0,58 6–12 10	8,7±1,33 6–10 3	10,3±0,62 6–12 9	9,6±0,70 5–12 11
<i>Lab.</i>	18,2±0,13 18–19 10	18,3±0,33 18–19 3	17,6±0,12 14–19 56	17,8±0,12 16–19 36
<i>S.lab.</i>	21,7±0,45 20–24 10	21,0±1,00 20–23 3	18,5±0,20 15–22 54	18,8±0,24 16–22 36
<i>ZW</i>	57,1±1,49 50–64 10	59,0±2,31 55–63 3	68,03±1,13 59–85 33	
	57,5±1,24 50–64 13			

Таблица 40

Морфологическая характеристика восточных степных гадюк, отловленных в Правобережье (Ульяновская обл., Радищевский р-н, окрестности с. Вязовка) и Левобережье (Самарская обл., Волжский р-н, окрестности с. Яблоновый овраг) бассейна Средней Волги (по: Ширяева, 2011)

Место отлова	Правобережье		Левобережье	
Пол / признак	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
<i>L./L.cd.</i>	9,3±0,18 8,68–9,77 5	7,4±0,35 6,56–8,56 5	9,1±0,13 8,81–9,35 4	6,6±0,11 6,18–7,02 6
<i>Ventr.</i>	147,5±0,60 146–150 8	143,00±0,89 140–145 5	149,0±1,08 147–152 4	147,0±0,44 145–148 7
<i>S.cd.</i>	26,6±0,38 25–28 8	33,4±0,68 31–35 5	26,8±0,25 26–27 4	35,0±0,44 34–37 7
<i>Ic.</i>	4,6±0,42 3–7 8	4,6±0,68 2–6 5	4,8±0,25 4–5 4	4,6±0,61 2–6 7
<i>C.oc.</i>	19,3±0,45 17–21 8	19,4±0,40 18–20 5	19,5±0,65 18–21 4	20,4±0,37 19–22 7
<i>C.par.</i>	11,8±0,37 10–13 8	10,8±0,73 9–13 5	9,5±0,96 8–12 4	10,4±0,48 8–12 7
<i>Lor.</i>	9,9±0,44 8–12 8	9,0±0,89 6–11 5	9,5±0,65 8–11 4	8,4±0,78 7–13 7
<i>Lab.</i>	18,1±0,13 18–19 5	17,6±0,24 17–18 5	18,3±0,25 18–19 4	18,0±0,00 18–18 7
<i>S.lab.</i>	21,1±0,40 19–22 8	19,8±0,20 19–20 5	21,0±0,41 20–22 4	20,7±0,47 19–22 7
<i>ZW</i>	65,1±1,47 60–71 8	62,8±0,73 61–64 5	61,3±3,01 56–69 4	64,1±3,24 50–76 7
	64,2±0,98 60–71 13		63,1±2,28 50–76 11	

Таблица 41

Сравнение значений морфологических признаков у самок и самцов восточной степной гадюки из Красноярского района Астраханской области (по: Ширяева, 2011)

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

Таблица 42

Морфологическая характеристика восточных степных гадюк из Волгоградской области (по: Гордеев и др., 2012)

Признак	$min-max/M \pm m$		F	P
	самки $n=25$	самцы $n=28$		
<i>L.</i>	316–412/354,7±2,13	305–440/353,9±2,33	0,83	0,414
<i>L.cd.</i>	34–42/37,7±2,25	40–70/53,5±3,44	51,02	0,002
<i>L./L.cd.</i>	9,08–9,81/9,39±0,12	5,45–7,75/6,70±0,25	27,82	0,008
<i>Sq.</i>	21	19–21/20,5±0,18	1,00	0,374
<i>Ventr.</i>	134–148/143,7±1,11	137–144/139,0±0,95	0,02	0,887
<i>S.cd.</i>	21–30/24,5±1,13	31–38/36,5±1,32	36,57	0,004
<i>Ventr./S.cd.</i>	3,78–4,43/4,10±0,03	4,73–7,07/5,71±0,21	39,98	0,003
<i>C.oc.</i>	10–13/11,7±1,67	9–12/10,5±0,23	4,72	0,055
<i>Lab.</i>	9–10/9,3±0,06	7–11/8,7±0,35	3,38	0,096
<i>Sub.lab.</i>	8–10/8,9±0,23	7–10/8,8±0,31	0,27	0,614
<i>Pr.oc.</i>	4–5/4,4±0,06	3–5/4,1±0,08	0,20	0,664
Отношение расстояния между глазами к расстоянию между внешними задними углами межчелюстных щитков	1,75	1,33–2,33/1,67±0,05	0,03	0,863
Отношение расстояния между глазами к расстоянию от задне-нижнего угла последнего верхнегубного щитка	0,70–0,88/0,75±0,001	0,78–1,80/1,07±0,03	1,24	0,327
Отношение расстояния между глазами к диаметру глаза	3,5	3,5	–	–

Таблица 43

Морфологическая характеристика новорожденных восточных степных гадюк, которые появились в неволе от самок, пойманных в Камышинском районе Волгоградской области (по: Макарова, Маленев, 2013)

Номер родившей самки	Пол	n	Масса, г	L., мм	L.cd., мм	L.+L.cd., мм	L./L.cd.
1	♂♂	7	3,3±0,08 3,3–3,9	140,3±1,25 136–146	20,4±0,29 19–21	161,1±1,50 157–167	6,8±0,09 6,5–7,3
	♀♀	10	3,6±0,07 3,2–3,9	143,1±1,25 137–150	16,7±0,33 15–18	159,9±1,40 153–167	8,6±0,17 7,8–9,6
2	♂♂	8	3,2±0,09 2,6–3,5	144,1±2,61 127–152	22,1±0,35 21–24	166,3±2,69 149–175	6,5±0,14 5,8–7
	♀♀	9	3,2±0,07 2,8–3,5	145,5±2,15 129–150	17,1±0,35 15–18	162,7±2,20 146–168	8,5±0,22 7,6–9,9
3	♂♂	5	3,0±0,11 2,7–3,3	138,2±2,61 130–146	19,4±0,24 19–20	157,6±2,80 149–166	7,1±0,09 6,8–7,3
	♀♀	10	3,1±0,04 2,9–3,4	143,9±3,24 137–172	16,0±0,49 13–18	159,9±3,48 152–190	9,1±0,27 7,8–10,6
4	♂♂	10	3,1±0,12 2,1–3,4	135,9±2,47 124–147	19,4±0,47 17–22	154,1±2,88 141–167	7,0±0,06 6,7–7,3
	♀♀	6	3,1±0,05 3–3,3	138,8±1,37 136–144	15,5±0,67 13–18	154,3±1,63 151–162	9,1±0,41 8–10,9
5	♂♂	6	2,3±0,07 2,1–2,6	132,3±1,52 126–136	19,0±0,52 17–20	151,3±2,03 143–156	6,9±0,12 6,7–7,4
	♀♀	6	2,3±0,06 2–2,5	134,0±4,14 126–154	15,6±0,88 13–18	151,3±4,27 144–172	8,6±0,42 7,7–10,1
6	♂♂	7	3,3±0,15 2,6–3,9	141,3±1,19 137–146	21,0±0,31 20–22	162,3±1,38 157–168	6,7±0,08 6,4–7,1
	♀♀	3	3,6±0,12 3,4–3,8	144,7±3,18 141–151	16,7±0,33 16–17	161,3±3,33 158–168	8,7±0,18 8,3–8,9

Таблица 44

Сравнение морфологических показателей у новорожденных самцов и самок *Vipera renardi*, которые появились в неволе от самок, пойманных в Камышинском районе Волгоградской области (по: Макарова, Маленев, 2013)

Признак	Пол	n	M±m	min-max	t _φ	P
L., мм	♂♂	43	138,8±1,02	126–152	2,10	<0,05
	♀♀	44	142,1±1,19	126–172		
L.cd., мм	♂♂	43	20,3±0,23	17–24	12,57	<0,001
	♀♀	44	16,3±0,22	13–18		
L.+L.cd., мм	♂♂	43	158,8±1,23	141–175	0,11	>0,05
	♀♀	44	158,6±1,25	144–190		
L./L.cd.	♂♂	43	6,8±0,05	5,8–7,6	14,49	<0,001
	♀♀	44	8,7±0,12	7,6–10,9		
масса, г	♂♂	43	3,1±0,07	2,1–3,9	1,01	>0,05
	♀♀	44	3,2±0,07	2,0–3,9		

Таблица 45

Морфологические характеристики новорожденных гадюк *Vipera renardi bashkirovi*, которые появились в неволе от самок, пойманных в Спасском районе Татарстана, на островах заказника «Спасский» (по: Фурман и др., 2013)

Признак	Пол	<i>n</i>	<i>min-max</i>	<i>M±m</i>
Масса, г	♂♂ и ♀♀	97	2,0–5,0	3,32±0,67
	♂♂	45	2,0–5,0	3,33±0,74
	♀♀	52	2,0–5,0	3,31±0,61
<i>L.cap.</i> , мм	♂♂ и ♀♀	97	10,4–13,3	11,86±0,58
	♂♂	45	10,5–12,9	11,9±0,57
	♀♀	52	10,4–13,3	11,82±0,58
<i>L.</i> , мм	♂♂ и ♀♀	97	133–178	155,42±7,68
	♂♂	45	137–178	153,87±7,22
	♀♀	52	133–169	156,77±7,88
<i>L.cd.</i> , мм	♂♂ и ♀♀	97	14,0–25,0	19,55±2,89
	♂♂	45	15,0–25,0	21,73±2,19
	♀♀	52	14,0–23,0	17,65±2,92
<i>L./L.cd.</i>	♂♂ и ♀♀	97	6,4–11,79	8,12±1,25
	♂♂	45	6,4–9,6	7,15±0,77
	♀♀	52	6,95–11,78	8,97±0,94
<i>L.+L.cd.</i> , мм	♂♂ и ♀♀	97	148–200	174,97±8,49
	♂♂	45	155–200	175,60±8,40
	♀♀	52	148–188	174,42±8,61
<i>Lab.</i> , прав.+лев.	♂♂ и ♀♀	93	16–20	17,9±0,6
	♂♂	43	17–20	18,0±0,5
	♀♀	50	16–20	17,9±0,6
<i>S.lab.</i> , прав.+лев.	♂♂ и ♀♀	93	18–22	20,0±0,5
	♂♂	43	18–21	19,9±0,5
	♀♀	50	19–22	20,1±0,5
<i>C.oc.</i> , прав.+лев.	♂♂ и ♀♀	93	18–23	20,2±1,1
	♂♂	43	18–23	20,4±1,1
	♀♀	50	18–23	20,0±1,1
<i>Ventr.</i>	♂♂ и ♀♀	93	137–155	146,7±3,3
	♂♂	43	140–153	145,3±2,8
	♀♀	50	137–155	147,8±3,2
<i>S.cd.</i>	♂♂ и ♀♀	93	23–36	29,6±4,2
	♂♂	43	24–36	32,9±2,9
	♀♀	50	23–34	26,7±2,6
<i>Sq.</i>	♂♂ и ♀♀	93	19–23	21,0±0,3
	♂♂	43	19–21	20,9±0,3
	♀♀	50	20–23	21,0±0,3

Из данных, приведенных в табл. 31–45, можно сделать следующие выводы. Они относятся к внутривидовой изменчивости. Самцы и самки рождаются, имея примерно одинаковую длину тела (*L.+L.cd.*) и массу, но у самцов более короткое туловище с головой (*L.*) и более длинный хвост (*L.cd.*). У взрослых по сравнению с сеголетками половые различия в пропорциях тела более выражены. Самки достигают более крупных размеров, чем самцы. Для самок характерны в среднем большие значения количества щитков *Ventr.* и *Lor.*, меньшие – *Scd.* У самок выше средние значения индексов: *L.cap./L.pil.*; *L.cap./Lt.cap.*; *L.fr./L.par.*; вертикальный диаметр глаза/расстояние от нижнего края глаза до края рта; высота межчелюстного щитка/его ширина. У самцов выше среднее значение индекса *h nas./L.nas.*

В Татарстане (1989–2006 гг.) ренарова гадюка достигает длины (*L.*) 615 мм (самцы) и 665 мм (самки), в Ульяновской области (2000, 2002 г.) – 455 и 540 мм, в Самарской области (1994–2004 гг.) – 595 мм и 630 мм соответственно (Магдеев, Дегтярев, 2002; Гаранин и др., 2004; наши данные). П.В. Павлов (2001) отмечает в Пензенской области (1997–2000 гг.) максимальную длину (*L.*) самцов 444 мм, самок 510 мм, а П.В. Павлов и О.А. Ермаков (2005) называют цифру 55 см, не уточняя половую принадлежность. В Башкортостане В.Ф. Хабибуллин (2001) указывается максимальное значение *L.*=551 мм (пол змеи не указан). А.Г. Яковлев и соавторы (2005) в Мелеузовском районе Башкортостана обнаружили труп самца, имевшего *L.* 495 мм. В Саратовской области отмечаются следующие максимальные размеры (*L.*): 478 мм (самцы) и 558 мм (самки) (Табачишин и др., 1996). В черте и окрестностях Волгограда (2002, 2004, 2005 гг.) нами измерялись самцы с длиной *L.* до 470 мм и самки – до 500 мм, в Астраханской области (2006 г.) – 475 и 410 мм соответственно. В выборке из Калмыкии (Ждокова, 2003а) длина *L.* достигает у самцов 575 мм, у самок – 576 мм.

По данным из названных и других (Christoph, 1861; Ждокова, Шляхтин, 2002; Шляхтин и др., 2005; Кривошеев, 2006, 2008; Идрисова, Хайрутдинов, 2012) источников, общепринятые внешние морфологические признаки *Vipera renardi* в Волжском бассейне характеризуются следующими цифрами: *L.* 665 мм, *L./L.cd.* 4,6–11,4 (самцы), 6,9–16,3 (самки); *Sq.* 19–23, обычно 21; *Ventr.* 120–154 (самцы), 137–155 (самки); *A.* 1; *Scd.* 20–40 (самцы), 20–44 (самки) пар; *Lab.* 7–10, обычно 8–9.

Проведенный анализ асимметрии фолидоза по восьми признакам (*Lab.*, *S.lab.*, *Lor.*, *Is.*, *S.oc.*, *Pr.oc.*, *Postoc.*, *S.oc.*) выборки *V. r. bashkirovi* из Спасского района Татарстана выявил следующее. Для интегральной оценки величины асимметрии можно использовать большинство выбранных признаков, кроме *S.oc.* и *Postoc.* В выборке высока доля особей с асимметрией фолидоза. Статистически значимых половых и возрастных различий в величине асимметрии не наблюдается (Идрисова и др., 2014).

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

Тело имеет сверху серую, коричневую, бурую, оливковую окраску. На верхней поверхности головы выделяется темный Х-образный рисунок. По хребту идет темная зигзагообразная полоса, иногда сглаженная или разбитая на отдельные фрагменты. Бока туловища в темных пятнах (рис. 69). Брюхо светлое, с темными пятнышками. Встречаются целиком или частично черные взрослые особи (рис. 70). Новорожденные и от светлых, и от темных самок окрашены криптически (рис. 71).

Меланисты степной гадюки найдены в пяти пунктах Волжского бассейна, которые расположены: 1) в Спасском районе Республики Татарстан, 2) в Сенгилеевском районе Ульяновской области; 3) у границы Мелекесского района Ульяновской области и Ставропольского района Самарской области, 4) в Кинельском и 5) Сергиевском районах Самарской области. В этих изолированных популяциях кроме меланистов представлены и гадюки светлой окраски (табл. 46 и 47).

Таблица 46

Основные формы окраски восточной степной гадюки в Спасском районе Татарстана, на островах заказника «Спасский», % (по: Гаранин и др., 2004)

Формы окраски	Самцы (n=44)	Самки (n=73)
абсолютные меланисты	40,9	27,5
черные с угольно черной спинной полосой	18,1	13,8
темно-коричневые	2,3	6,9
темно-серые	9,1	5,6
серые с темной спинной полосой	13,6	19,2
светлые с темной спинной полосой	11,4	17,8
оливковые с темной спинной полосой	4,5	8,2

Таблица 47

Формы окраски спины *Vipera renardi bashkirovi* в Спасском районе Татарстана, на островах заказника «Спасский», % (по: Идрисова, Хайрутдинов, 2012)

Формы окраски	Самцы (n=32)	Самки (n=41)
светло-коричневая	41	44
темно-серая	16	34
светло-серая	12	7
темноокрашенная	31	17



Рис. 69. Восточная степная гадюка *Vipera renardi renardi* светлой окраски из Красноярского района Астраханской области



Рис. 70. Меланист *Vipera renardi bashkirovi* из Спасского района Татарстана



Рис. 71. Новорожденная *Vipera renardi bashkirovi* от самки-меланиста из Спасского района Татарстана

В Калмыкии основной фон спинной поверхности – темно-песочный для самок и оливково-серый для самцов; в окраске брюха у самок и самцов преобладают серые или грязно-бурые тона (табл. 48).

Таблица 48

Основные варианты окраски туловища ренаровой гадюки из Калмыкии
(по: Ждокова, 2003а)

Признак	Варианты	Пол	Частота встречаемости, %
окраска брюха (A)	темно-пепельный (A ₁)	самки	12,5
		самцы	0,0
	серый (A ₂)	самки	33,3
		самцы	53,85
темно-серый (A ₃)	самки	25,0	
	самцы	15,38	
грязно-буро-фиолетовый (A ₄)	самки	29,17	
	самцы	30,77	
окраска спины (B)	темно-песочный (B ₁)	самки	33,3
		самцы	15,38
	оливково-серый (B ₂)	самки	25,0
		самцы	61,54
зеленовато-серый (B ₃)	самки	16,67	
	самцы	15,38	
серый (B ₄)	самки	25,0	
	самцы	7,69	
окраска зигзагообразной полосы (C)	темно-пепельный (C ₁)	самки	54,16
		самцы	30,77
	темно-умбровый (C ₂)	самки	45,83
		самцы	69,23

Внутривидовая систематика. До конца XIX в. натуралисты плохо различали между собой обитающих в Волжском бассейне степную и обыкновенную гадюк, часто объединяя их под названиями *Coluber berus*, *Vipera berus*, *Pelias berus*. Вид *Pelias renardi*, описанный Христофом (Christoph, 1861) из окрестностей Сарепты, фигурирует под биноменами *Vipera renardi* или *Coluber renardi* с конца XIX столетия до середины 1930-х гг. в публикациях, касающихся офидиофауны Волжского бассейна (Boulenger, 1896; Гаврилов, Ососков, 1901; Никольский, 1905, 1916; Гриневецкий, Клюге, 1914; Орлов, 1928; Предтеченский, 1928; Башкиров 1929а; Бажанов, 1930; Волчанецкий, Яльцев, 1934). На протяжении последующих нескольких десятков лет данный таксон признается одним из подвидов степной гадюки *Vipera ursinii* (Swarz, 1936, цит. по: Joger, Dely, 2005; Терентьев, Чернов, 1949; Mertens, Wermuth, 1960; Банников и др., 1977; Ведмедеря, 1981; Боркин, Даревский, 1987; Ананьева и др., 1998; Кузьмин, Семенов, 2006).

Мнение о повышении ранга таксона *renardi* с подвидового до видового (Nilson et al., 1995; Nilson, Andr n, 1997) находит отражение в ревизии (Nilson, Andr n, 2001) полиморфного комплекса *Vipera ursinii*. Основой для предложенных Г. Нильсоном и К. Андреном изменений в систематике служит комплексный подход, включающий морфологические исследования, биохимические и иммунологические данные с использованием фенетических и филогенетических (кладистических) методов анализа.

В работе Нильсона и Андрена (Nilson, Andr n, 2001) выделяются три подвида ренаровой гадюки.

Считается, что б льшую часть видового ареала занимает номинативный подвид *V. r. renardi* (Christoph, 1861). В отношении номинативного подвида Нильсон и Андрен полагают, что дальнейшие детальные исследования популяций вида позволят подтвердить их мнение о существовании западной (европейская часть), «west *renardi*», и восточной (азиатская часть), «east *renardi*», равнинных форм как отдельных филогенетических таксонов.

Тянь-шанский подвид *V. r. tienshanica* Nilson et Andrén, 2001 включает высокогорные популяции Кыргызстана, частично Юго-Восточного Казахстана, северных районов Таджикистана, Восточного Узбекистана и северо-западного Китая (Синьцзян).

Третий подвид – *V. r. parursinii* Nilson et Andrén, 2001 – представлен высокогорными популяциями из Северного Синьцзяна (Китай). В то время для Нильсона и Андрена оставался неясным таксономический статус «алтайской формы» («Altai form of *renardi*», или «Altai steppe viper») из низкогорных популяций в Казахском Алтае (хр. Саур) и частично Синьцзяне (Китай). В перспективе, как следовало из приведенной Нильсоном и Андреном (Nilson, Andrén, 2001) информации, не исключалась публикация описания алтайского подвида. Однако позже алтайская форма описана Б.С. Туниевым, Г. Нильсоном и К. Андреном в качестве самостоятельного вида *V. altaica* Tuniyev et al., 2010.

В публикации У. Йогера и О. Дэли (Joger, Dely, 2005) признаются все подвиды ренаровой гадюки, выделенные Нильсоном и Андреном (Nilson, Andrén, 2001). Однако Йогер и Дэли, в отличие Нильсона и Андрена, не считают самостоятельными видами *V. ebneri* Knoepffler et Sochurek, 1955, *V. eriwanensis* (Reuss, 1933) и *V. lotievi* Nilson et al., 1995, а рассматривают эти три таксона (не обитающие в Волжском бассейне) в качестве подвидов ренаровой гадюки. По молекулярным данным (Joger et al., 1992, 2003), между армянской степной гадюкой *eriwanensis* и гадюкой Ренара имеются недостаточные для видового уровня генетические отличия. Йогером и Дэли (Joger, Dely, 2005) делается ссылка на статью Калябиной-Хауф с соавторами (Kalyabina-Hauf et al., 2004), где изложены результаты секвенирования фрагмента митохондриальной ДНК гадюк. Реконструированная по последовательности гена цитохрома *b* филогения указывает ясное деление комплекса *Vipera ursinii* на три линии, которые могут соответствовать видовому уровню: чисто европейский вид *V. ursinii* (Bonaparte, 1835), турецкий вид *V. anatolica* Eiselt et Baran, 1970, и, наконец, азиатский и восточно-европейский вид с *renardi* и *eriwanensis*. Согласно позиции, которой придерживаются Йогер и Дэли (Joger, Dely, 2005), не исследовавшиеся генетически таксоны *lotievi* и *ebneri* должны пока классифицироваться как подвиды *V. renardi*.

В 2004 г. В.И. Гаранин, А.В. Павлов и А.Г. Бакиев описывают гадюку Башкирлова *V. r. bashkirovi*. Типовой территорией подвида является о. Спасский на Волге (в Спасском районе Республики Татарстан) (рис. 72). Распространение гадюки Башкирлова ограничивается, по имеющимся у нас данным, бассейном Средней Волги в Татарстане, Самарской и Ульяновской областях. Гадюка Башкирлова отличается от номинативного подвида крупными размерами, частым проявлением меланизма, в среднем большим количеством брюшных щитков, меньшим – подхвостовых, верхнегубных и нижнегубных. Данный подвид тяготеет к лесным биотопам, и в экологическом плане, по мнению авторов описания (Гаранин и др., 2004), представляет форму, близкую к обыкновенной гадюке.

Подчеркнем, что все известные популяции *V. r. bashkirovi* находятся в зоне симпатрии *V. renardi* и *V. berus*. Скорее всего, гадюка Башкирлова имеет гибридогенное происхождение.

Согласно описанию (Гаранин и др., 2004), этот самый северный подвид степной гадюки отличается от других форм *V. renardi* по следующему сочетанию признаков (значения некоторых из них конкретизированы в табл. 49):

- 1) крупные размеры – длина тела (*L.*) до 665 мм, длина хвоста (*L.cd.*) до 95 мм, общая длина (*L.+L.cd.*) до 710 мм;
- 2) переменная окраска – от полных равномерно окрашенных меланистов до оливковых и светло-серых с темной зигзагообразной спинной полосой змей – с преобладанием темных особей;
- 3) у гадюк, имеющих зигзагообразную полосу, ее форма и конфигурация очень разнообразны, число изгибов (и/или других элементов) спинной полосы в среднем высокое и варьирует в широких пределах – 59–85;
- 4) в среднем высокое число брюшных щитков;
- 5) в среднем низкое число подхвостовых, верхнегубных и нижнегубных щитков;

б) населяет луговые, степные и лесные биотопы лесостепной зоны, не избегая влажных биотопов в поймах рек и по берегам водоемов, заболоченных участков (Гаранин и др., 2004).



Рис. 72. Типовая территория гадюки Башкирова *Vipera renardi bashkirovi* – волжский остров Спасский в Спасском районе Татарстана

Таблица 49

Характеристика внешних морфологических признаков гадюки Башкирова со Спасского архипелага (по: Гаранин и др., 2004, с. 69)

Признак	пол	<i>n</i>	<i>lim</i>	<i>M±m</i>
<i>L.</i>	♂♂	43	339–615	478,35±9,79
	♀♀	73	320–665	533,36±7,41
<i>L.cd.</i>	♂♂	42	43–95	65,17±1,71
	♀♀	72	30–80	52,85±1,15
<i>L.+L.cd.</i>	♂♂	42	388–670	543,00±10,92
	♀♀	72	351–710	586,78±8,19
<i>Lab.</i> прав.+лев.	♂♂	25	16–19	17,76±0,16
	♀♀	47	14–18	17,47±0,14
<i>Sublab.</i> прав.+лев.	♂♂	25	16–21	18,28±0,23
	♀♀	45	15–21	18,09±0,18
<i>Ventr.</i>	♂♂	25	120–154	144,44±1,41
	♀♀	45	140–152	147,91±0,38
<i>S.cd.</i>	♂♂	24	24–35	32,33±0,47
	♀♀	44	22–35	25,84±0,44
<i>Sq.</i>	♂♂	23	20–21	20,96±0,04
	♀♀	44	19–21	20,82±0,07
Количество изгибов (бляшек) спинной полосы	♂♂+♀♀	33	59–85	68,03±1,13

В 2009 г. О.В. Кукушкиным публикуется описание степной гадюки горно-крымской, или гадюки Пузанова *V. r. puzanovi* из Горного Крыма. Данная форма в сравнении с типичной формой *V. r. renardi* из популяций северного Крыма и материковой Украины имеет меньшие размеры, олигомеризованный фолидоз, некоторыми особенностями щиткования головы и окраски тела. Характерными местами таксона называются каменистые склоны ущелий с кустарниковой или фриганоидной растительностью и островками лесо-шибляковых зарослей, томилляры и горно-луговые степи окраин яйлинских плато на высоте 500–1000 м над уровнем моря (Кукушкин, 2009).

В литературе до недавнего времени преобладало мнение о принадлежности к *V. renardi* популяций из Закавказья (Nilson, Andr n, 2001; Туниев и др., 2009), однако исследование доступных экземпляров показало, что змеи из окрестностей Шемахи в Азербайджане на самом деле морфологически ближе к дагестанским гадюкам Лотиева и к армянской степной гадюке (Kukushkin et al., 2012). Впоследствии, взяв за основу описание морфологии шемахинских популяций из статьи О.В. Кукушкина с соавторами (2012) и дополнив ее фотографией единственного живого экземпляра, Б.С. Туниев и соавторы описывают гадюк из Шемахи в качестве самостоятельного вида *Pelias shemakhensis* Tuniyev, Orlov, Tuniyev et Kidov, 2013. Валидность данного таксона на данный момент ничем не подтверждена, наблюдаемые отличия от *V. eriwanensis* и *V. lotievi* могут соответствовать межпопуляционному уровню.

Согласно молекулярным реконструкциям (Ferchaud et al., 2012; Zinenko et al., 2015) степная гадюка образует монофилетическую кладу с армянской *V. eriwanensis* и *V. ebneri* из Ирана. Внутри *V. renardi* подтверждаются выделение подвидов *V. r. tienshanica*, внутри которой также есть разделение на восточную и западную митохондриальные субклады с высоким уровнем дифференциации, и номинативного подвида с высоким разнообразием митохондриальных гаплотипов в Предкавказье и на Северном Кавказе. Частично подтверждается самостоятельность на уровне подвида гадюки Лотиева *V. lotievi*,

представленной, однако, не одним, а двумя сильно дивергировавшими гаплотипами из Чечни и Дагестана, хотя ограничения использования митохондриальной ДНК удерживают в этом и других случаях от таксономических выводов. Не подтверждается отнесение к этому таксону остальных, более западных популяций гадюки Лотиева, которые несут разные варианты митохондриальной ДНК из гаплогруппы номинативного подвида степной гадюки. Также нет данных, подтверждающих самостоятельную эволюцию у недавно описанного вида *V. altaica*, в отношении которой одной из вероятных гипотез, объясняющих морфологическое своеобразие, является интрогрессивная гибридизация с обыкновенной гадюкой. Шире, чем выделенная по морфологии территория, на которой распространен ассоциированный с крымской степной гадюкой гаплотип митохондриальной ДНК (весь, а не только южный Крым, Правобережная Украина), что также ставит под сомнение диагноз подвида *V. r. ruzanovi*. Уровень дивергенции крымского гаплотипа сравним с дивергенцией северокавказских популяций, в настоящее время не имеющих никакого таксономического статуса.

Наиболее полную картину распространения митохондриальных линий степных гадюк в бассейне Волги дает работа А.И. Зиненко с соавторами (Zinenko et al., 2015). Согласно ей, степная гадюка представлена здесь двумя митохондриальнымикладами, распространение которых примерно соответствует распространению выделенных Г. Нильсоном и К. Андреном (Nilson, Andrén, 2001) по морфологии групп восточной и западной степной гадюки. Граница между ними совпадает с Волгой в ее нижнем течении (митохондриальная западная линия встречается в окрестностях Волгограда – на типовой территории *V. renardi*, а также Арчадино-Донских песках, Кондаковке, Тормосине). Однако в более южных (Астраханская область) и наиболее северных локалитетах (Самарская, Саратовская и Ульяновская области, Республика Татарстан) Волжского бассейна распространена восточная линия. Вместе с тем, оба митохондриальных гаплотипа встречаются вдоль Северного Кавказа и в Предкавказье, где, судя по филогеографическим реконструкциям, и возникли равнинные формы степной гадюки. Равнинные степные гадюки возникли, согласно молекулярным датировкам, не ранее 0,96 (0,67–1,33) млн. лет (разделение степных гадюк на восточно-кавказские формы, которые не выходят за пределы Кавказа и Предкавказья и группы, включающей как горные, так и равнинные гаплогруппы, которые встречаются севернее Кумо-Манычской впадины). Около 0,77 (0,52–1,08) млн. лет назад гаплогруппа восточной степной гадюки отделилась от остальных степных гадюк Центрального и Западного Северного Кавказа и Предкавказья. Гаплотип западной степной гадюки – самый молодой из встечающихся за пределами Кавказа и Предкавказья – отделился от эксклюзивно предгорных гаплотипов 0,30 (0,15–0,49) млн. лет назад.

Митохондриальная ДНК показывает слабую дифференциацию внутри выше упомянутых клад и в целом в пределах степной гадюки в узком смысле (без *V. eriwanensis*, *V. ebneri*, *V. lotievi*, *V. r. tienshanica*). Не подтверждается самостоятельность подвида *V. r. bashkirovi*, морфологическое своеобразие которого может объясняться либо быстрой адаптацией к экстремальным условиям на краю ареала за время, недостаточное для накопления отличий в последовательности мтДНК (тысячи лет), либо гибридизацией и интрогрессией генов обыкновенной гадюки, что косвенно подтверждается находками гибридов между ними (Павлов и др., 2011).

Таким образом, Волжский бассейн населяют два из названных подвида – номинативный подвид *V. r. renardi* (Christoph, 1861) и гадюка Башкирова *V. r. bashkirovi* Garanin et al., 2004. Валидность последнего подвида может быть подтверждена или опровергнута в ходе дальнейших исследований.

Распространение. Вид распространен в лесостепной, степной, полупустынной и пустынной зонах Восточной Европы, Центральной и Средней Азии. В объеме вида, установленном ревизией Нильсона и Андрена (Nilson, Andrén, 2001), *V. renardi* распространяется на западе, как минимум, до Центральной Украины, на востоке – до Алтая и

Джунгарии, на севере – до Татарстана, а южные пределы распространения доходят до Кавказа и верхнего течения Сыр-Дарьи в Средней Азии. Представление о распространении несколько расширится, а южный предел видового ареала окажется в Северном Иране, если, как сделали Йогер и Дэли (Joger, Dely, 2005), увеличить объем *V. renardi*, дополнив его подвидом *V. r. ebneri* (наряду с еще двумя, распространенными несколько северней, таксонами подвидового уровня – *V. r. eriwanensis*, *V. r. lotievi*). Такой подход может быть оправдан монофилией группы восточных степных гадюк (Ferchaud et al., 2012; Zinenko et al., 2015), однако существующие тенденции и принятые в группе мелких щиткоголовых гадюк критерии видового уровня делают этот сценарий маловероятным.

Ареал *V. renardi* охватывает в Волжском бассейне лесостепную, степную, полупустынную и пустынную зоны, простираясь от устья Волги на север примерно до 55° с. ш. в Татарстане. Судя по литературным сведениям, за последние десятилетия северный предел распространения, возможно, сместился – на несколько десятков километров – сначала к северу, а затем к югу. В.А. Попов (1978) писал о степной гадюке: «По правому берегу Камы степная гадюка очень редка и, видимо, появилась здесь после образования водохранилища» (с. 72). О единственной находке данного вида по правую сторону Камы, в Лаишевском районе Татарии, сообщает В.И. Гаранин (1988). Степная гадюка здесь, на территории Лаишевского района Татарстана, отмечена на картах с местами находок в некоторых публикациях (Банников и др., 1977; Гаранин, 1983; Гаранин и др., 2004). Однако обитание степной гадюки в камском правобережье не подтверждено коллекционным материалом и исследованиями последних лет. Так, в «Материалах к кадастру земноводных и пресмыкающихся Республики Татарстан» (Галеева и др., 2002) данный вид не отмечен на территории Предкамья. Заметим, что, доминирующей окраской взрослых обыкновенных гадюк здесь является черная; поэтому, возможно, за степную гадюку в Лаишевском районе была принята редкая для данной местности обыкновенная гадюка более светлой окраски, например, неполный меланист (рис. 73).



Рис. 73. Неполный меланист обыкновенной гадюки из Лаишевского района Татарстана, похожий по окраске на *V. r. bashkirovi*

Согласно современным достоверным данным, северная граница ареала *V. renardi* идет в правобережной части Волжского бассейна по Ульяновской и Пензенской областям. Анализ литературных источников и коллекционных материалов показывает, что в недавнем прошлом ареал захватывал в Волжском бассейне Орловскую и Тамбовскую области, Мордовию. И.Г. Герги (Georgi, 1801) отмечает гадюку под названием *Coluber cerastes* в степи от Орла к Тамбову. Степная гадюка упоминается С.А. Предтеченским (1928) в Ямской степи, расположенной в 12 верстах на юго-запад от Тамбова, а также в юго-восточных степных районах Тамбовской губернии, относящихся сейчас к Тамбовской области и Мордовии, где

вид, вероятно, исчез. В коллекции ЗИН РАН имеется экземпляр (№ 9694), отловленный в 1892 г. Казнаковым в с. Лашма Пензенской губернии (нынешний районный центр г. Ковылкино в Мордовии). Однако обследование степных участков в Ковылкинском районе Республики Мордовия пока не выявило данного вида (Рыжов и др., 2005; Рыжов, 2007а, б; наши данные). Точка на Самарской Луке отмечается некоторыми авторами (Банников и др., 1977; Гаранин, 1983) на основании информации из заметки В.А. Кизерицкого (1939), который упоминает степную гадюку в Жигулях. Но достоверных находок с Самарской Луки в последние десятилетия нет, хотя вид отмечается в Правобережье на прилежащих к ней с юго-запада территориях Сызранского района Самарской области (Давыдов, 1995; Бакиев, Файзулин, 2002б; Гаранин и др., 2004), которые, строго говоря, к Самарской Луке и Жигулям не относятся.

Северная граница ареала от Татарстана в сторону бассейна Урала направляется по территориям Ульяновской, Самарской, Оренбургской областей, Башкортостана. В Башкортостане степная гадюка достоверно обнаружена в Баймакском и Зианчуринском районах, что подтверждено коллекционными материалами (Хабибуллин, 2001). Труп степной гадюки обнаружен в Мелеузовском районе (Яковлев и др., 2005). Отмеченные в некоторых публикациях (Положенцев, Ханисламов, 1942; Гаранин, 1983; Кучеров, 1996; Хабибуллин, 2001, 2003; Гаранин и др., 2004) находки из других районов Республики Башкортостан требуют подтверждения. Например, Е.В. Кучеров (1996) сообщает о встрече степной гадюки на территории Бурзянского района, в Башкирском заповеднике, в лесу около р. Саргая (с. 167). Видовое определение гадюк Кучеровым, как можно заключить из его замечания на с. 132, проводилось исключительно по окраске тела змей: обыкновенные гадюки имеют черную окраску, а степные гадюки – серую. Однако хорошо известно, что обыкновенная гадюка в Башкортостане представлена не только черной, но и светлой формой.

На рис. 74 указаны места обитания восточной степной гадюки в пределах Волжского бассейна, где змеи данного вида встречены за последние 20 лет. В кадастре к этому рисунку отмечены географические привязки и некоторые источники информации.

Подвид *V. r. bashkirovi* распространен в Спасском районе Татарстана, а также в левобережных районах Самарской, лево- и правобережных районах Ульяновской областей. Остальную часть ареала ренаровой гадюки в Волжском бассейне занимает номинативный подвид *V. r. renardi*.

Стации и обилие. Распределение вида в Волжском бассейне связано, главным образом, с открытыми биотопами. Степные гадюки обитают здесь на целинных участках степи и лесостепи, в редкоствольных лесах, на опушках лесов и на примыкающих к ним луговых и остепненных участках, на облесенных склонах овражно-балочных систем, в зарослях камыша, на заброшенных пашнях, в сухих степях, закрепленных бугристых песках, на остепненных территориях в межбугровых депрессиях, глинистых равнинах с полевой растительностью (Косарева, 1950; Кубанцев и др., 1962; Кубанцев, Косарева, 1964; Марков и др., 1969; Киреев, 1983; Шляхтин, Голикова, 1986; Аль-Завахра, 1992; Божанский, Никеров, 1994; Ильин и др., 1995; Шляхтин и др., 1995; Магдеев, 1995; Магдеев, Павлов, 1995; Табачишин и др., 1996; Бакиев, 1998; Завьялов, Табачишин, 1998б; Завьялов и др., 2001; Павлов П., 2000а, 2001; Хабибуллин, 2001; Ждокова, 2003а; Кармышев, Табачишин, 2003; Песков, 2003; Гаранин и др., 2004; Кривошеев, 2004а). На севере Нижнего Поволжья избегают увлажненных лесных участков пойм рек и агроценозов (Табачишина и др., 2002). На юге междуречья Волги и Урала отсутствуют в барханных и разбитых песках (Чернов, 1954).

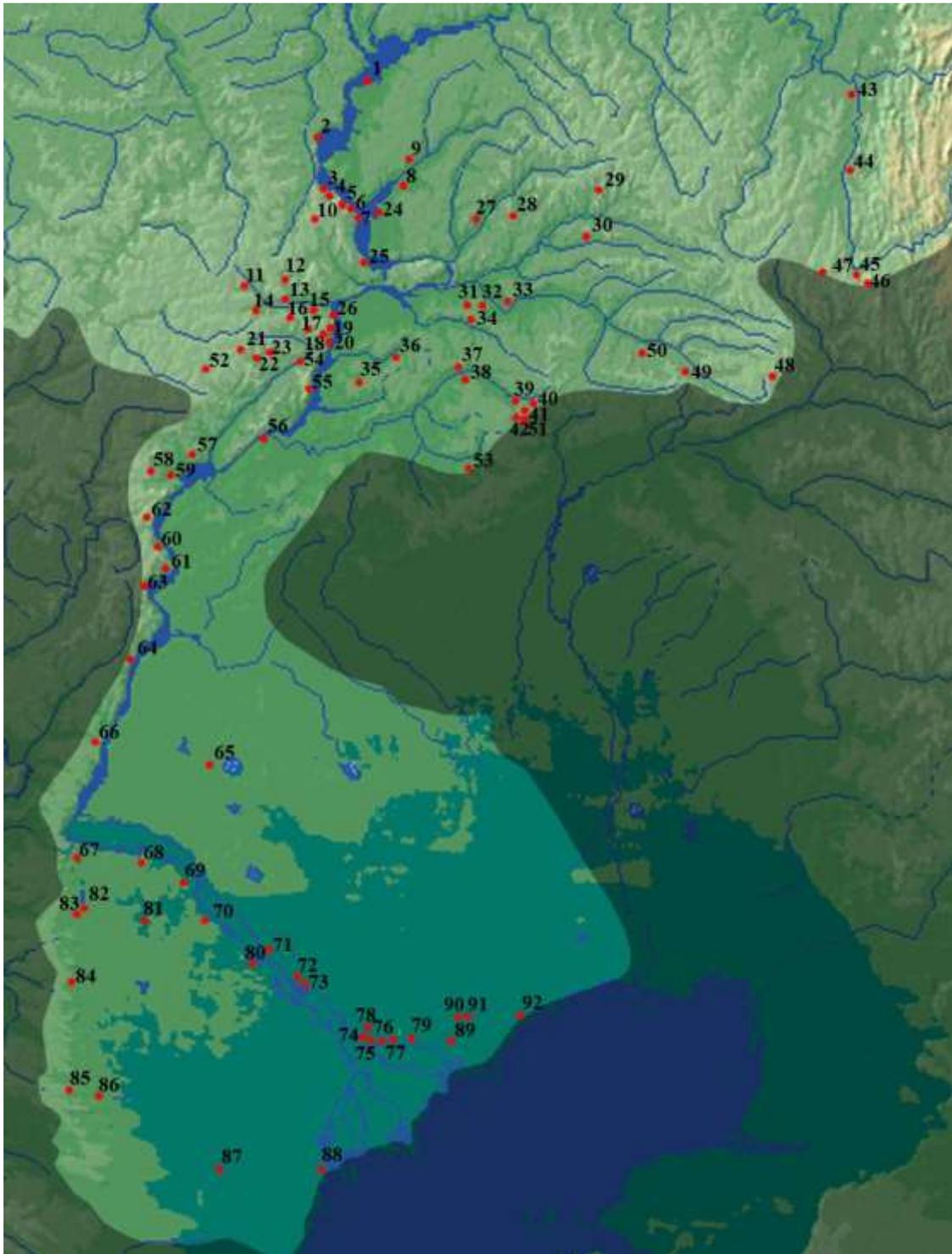


Рис. 74. Современные места находок восточной степной гадюки в пределах Волжского бассейна:

Республика Татарстан: 1 – ГПКЗ «Спасский» (Гаранин и др., 2004; наши данные); Ульяновская область: 2 – Ульяновский район, окрестности с. Городищи (наши данные); 3 – Ульяновский р-н, 2 км севернее г. Новоульяновск (Кривошеев, 2006, 2008); 4 – Сенгилеевский р-н, 5 км южнее с. Криуши (Кривошеев, 2006, 2008); 5 – Сенгилеевский р-н, окрестности с. Шиловка (личное сообщение В.А. Кривошеева, 2010; наши данные); 6 – Сенгилеевский р-н, 1 км западнее п. Цемзавод (Кривошеев, 2006); 7 – Сенгилеевский р-н, 7 км Восточнее с. Вырастайкино (Кривошеев, 2006, 2008); 8 – Мелекесский р-н, 4 км юго-восточнее села Лебяжье (Кривошеев, 2006); 9 – Мелекесский р-н, 8 км восточнее с. Бригадировка (Кривошеев, 2006, 2008); 10 – Тереньгульский р-н, окрестности д. Риновка (Кривошеев, 2006, 2008); 11 – Барышский р-н, 9 км восточнее с. Кочкарлей (Кривошеев, 2006, 2008); 12 – Кузоватовский р-н, 2 км восточнее с. Никольское (Кривошеев, 2006, 2008); 13 – Новоспасский р-

н, 3 км восточнее р.п. Новоспасское (Кривошеев, 2006, 2008); 14 – Николаевский р-н в 3 км юго-восточнее с. Баевка (Кривошеев, 2006, 2008); 15 – Новоспасский р-н, окрестности с. Васильевка (Гаранин и др., 2004); 16 – Радищевский р-н, окрестности пос. Гремячий и пос. Октябрьский (Гаранин и др., 2004); 17 – Радищевский район, 3 км западнее с. Софьино (Гаранин и др., 2004); 18 – Радищевский р-н, окрестности с. Рябина (Гаранин и др., 2004); 19 – Радищевский р-н, окрестности с. Панышино (Гаранин и др., 2004); 20 – Радищевский р-н, окрестности с. Вязовка (Гаранин и др., 2004; Кривошеев, 2006, 2008); 21 – Павловский р-н, 1,5 км севернее с. Плетьма (Гаранин и др., 2004); 22 – Павловский р-н, 2 км восточнее с. Шиловка (Кривошеев, 2006, 2008); 23 – Старокулаткинский р-н 3 км западнее с. Новые Зимницы (Гаранин и др., 2004); Самарская область: 24 – Ставропольский р-н, окрестности рыбхоза «Сускан» (Бакиев и др., 2009б); 25 – Шигонский р-н, окрестности с. Климовка (Бакиев и др., 2009б); 26 – Сызранский р-н, пос. Новокашпирский (Бакиев и др., 2009б); 27 – Красноярский р-н, окрестности с. Раевка (коллекция змей ИЭВБ РАН, экз. № 445) (Бакиев и др., 2009 а, б); 28 – Сергиевский р-н, окрестности с. Краково (коллекция змей ИЭВБ РАН №490); 29 – Похвистневский р-н, окрестности с. Старопохвистнево, гора Копейка (Горелов 1996; Бакиев, Файзулин, 2002); 30 – Похвистневский р-н, долина реки М. Кинель (Гаранин и др., 2004); 31 – Волжский р-н, окрестности пос. Дубовый Умёт (наши данные); 32 – Кинельский р-н, окрестности с. Парфеновка (Магдеев, Дегтярев, 2002); 33 – Кинельский р-н, Красносамарский лес (Гаранин и др., 2004); 34 – Волжский р-н, окрестности с. Яблонный овраг (наши данные); 35 – Хворостянский р-н (Гаранин и др., 2004); 36 – Безенчукский р-н, долина р. Безенчук (Гаранин и др., 2004); 37 – Большеглушицкий р-н, долина р. Б. Иргиз, овр. Вязовый (Гаранин и др., 2004); 38 – Большеглушицкий р-н, долина р. Б. Иргиз, овр. Уральская Глушица; 39 – Большечерниговский р-н, окрестности с. Б. Черниговка (наши данные); 40 – Большечерниговский р-н, окрестности с. Украинка (Гаранин и др., 2004); 41 – Большечерниговский р-н, окрестности пос. Вязовый (Гаранин и др., 2004); 42 – Большечерниговский р-н, урочища Бостандык и Грызлы (Бакиев, Файзулин, 2002); Республика Башкортостан: 43 – Кармаскалинский р-н (Гаранин и др., 2004); 44 – Ишимбайский р-н, д. Гумерово р. Зиган (Хабибуллин, 2001; Гаранин и др., 2004); 45 – Кугарчинский р-н (Хабибуллин, 2001; Гаранин и др., 2004); Оренбургская область: 46 – на границе с Зианчуринским р-ном Башкортостана (Гаранин и др., 2004); 47 – на границе с Куюргазинским р-ном Башкортостана (Гаранин и др., 2004); 48 – Каргалинская степь у границы с Волжским бассейном (наши данные); 49 – Ташлинский р-н, окрестности с. Каменномангулово (Гаранин и др., 2004); 50 – Тоцкий р-н, окрестности с. Приятное (Гаранин и др., 2004); 51 – участок «Таловская степь» Оренбургского заповедника (Гаранин и др., 2004); Пензенская область: 52 – участок «Кунчеровская лесостепь» заповедника «Приволжская лесостепь» (Ермаков и др., 2002); Саратовская область: 53 – Перелюбский р-н, окрестности с. Алексеевка (Завьялов и др., 2006); 54 – Хвалынский р-н, окрестности с. Старая Лебежайка (Завьялов и др., 2006; наши данные); 55 – Хвалынский р-н, окрестности с. Старая Яблонка (Завьялов и др., 2006; наши данные); 56 – Балаковский р-н, окрестности г. Балаково (Завьялов и др., 2006); 57 – Новобурасский р-н, окрестности с. Радищево (Завьялов и др., 2006); 58 – Татищевский р-н, окрестности пгт Татищево (Завьялов и др., 2006); 59 – Татищевский р-н, окрестности ст. Курдюм (Завьялов и др., 2006); 60 – Красноармейский р-н, окрестности с. Садовое (Завьялов и др., 2006); 61 – Красноармейский р-н, окрестности с. Ревино (Завьялов и др., 2006); 62 – Саратовский р-н, трасса Р-228 между селами Широкий буерак и Пудовкино (51°35'N 45°46'Е) (наши данные); 63 – Красноармейский р-н, окрестности с. Нижняя Банновка (Завьялов и др., 2006); Волгоградская обл.: 64 – Камышинский р-н, окрестности г. Камышин (Завьялов и др., 2006); 65 – Палласовский р-н, окрестности оз. Эльтон (Завьялов и др., 2006); 66 – Дубовский р-н, окрестности с. Горная Пролейка (наши данные); 67 – Светлоярский р-н, 48°28'N 44°41'Е, типовая территория восточной степной гадюки, окрестности бывшей Сарепты (наши данные); 68 – Палласовский р-н, окрестности Военного совхоза №31 (48°33'N 45°42'Е) (наши данные); Астраханская область: 69 – Черноярский р-н, окрестности с. Зубовка (коллекция змей ИЭВБ РАН, экз. №№: 31–34, 279–287, 308–310); 70 – Енотаевский р-н, окрестности с. Грачи (наши данные); 71 – Харабалинский р-н, окрестности с. Сасыколи (наши данные); 72 – Харабалинский р-н, окрестности с. Селитренное (наши данные); 73 – Харабалинский р-н, окрестности с. Вольное (наши данные); 74 – Красноярский р-н, окрестности пос. Досанг (коллекция змей ИЭВБ РАН, экз. №№: 223, 279–287, 561; наши данные); 75 – Красноярский р-н, пос. Комсомольский (наши данные); 76 – Красноярский р-н, пос. Аксарайский (наши данные); 77 – Красноярский р-н, окрестности пос. Степной (наши данные); 78 – Красноярский р-н, бугор Тау-Тобе (наши данные); 79 – Красноярский р-н, пос. Малый Арал (наши данные); Республика Калмыкия: 80 – Юстинский р-н, пос. Цаган-Аман (Ждокова, 2003а); 81 – Октябрьский р-н, пос.

Большой Царцин (Ждокова, 2003); 82 – Малодербетовский р-н, пос. Малые Дербеты (Ждокова, 2003); 83 – Сарпинский р-н, с. Садовое (Ждокова, 2003); 84 – Кетченеровский р-н, пос. Кетченеры (Ждокова, 2003); 85 – окрестности г. Элиста (Ждокова, 2003); 86 – Яшкульский р-н, пос. Яшкуль (Ждокова, 2003); 87 – Черноземельский р-н, пос. Комсомольский (Ждокова, 2003); 88 – Лаганский р-н, окрестности г. Лагань (Ждокова, 2003); Республика Казахстан: 89 – окрестности ж/д разъезда №6, 46°40'N 49°15'E (Сараев, Пестов, 2010); 90 – ур. Сазды, 46°57'N 49°18'E (Сараев, Пестов, 2010); 91 – ур. Мусса, 46°56'N 49°25'E (Сараев, Пестов, 2010); 92 – 4 км северо-восточнее пос. Забурунье, 46°46'N 50°11'E (Сараев, Пестов, 2010)

Главным признаком, объединяющим различные ландшафты, пригодные для обитания ренаровой гадюки можно считать высокое разнообразие микробиотопов, обеспечивающих наличие множества укрытий, микроклиматический градиент и условий для развития их кормовой базы. При этом большое значение имеет наличие зимних убежищ и пониженная влажность биотопов (Гаранин и др., 2004).

Говоря о приуроченности восточной степной гадюки к сухим биотопам, следует отметить определенные исключения. В тех районах Калмыкии, где обитают ящеричные змеи, гадюки концентрируются по берегам ильменей и Каспийского моря, т.е. там, где отсутствует ящеричная змея, излюбленным объектом питания которой является степная гадюка (Мартино, 1961). В Татарстане, на островах, образовавшихся в результате создания Куйбышевского водохранилища, обитает «спасская» популяция, и помимо свойственных для вида открытых ксерофильных биотопов она здесь заселяет типичные для обыкновенной гадюки лесные биотопы, проникает в гигрофильные сообщества, а в начале сезона активности мигрирует через водные преграды на другие острова, возвращаясь на зимовку обратно (Павлов А., Бакин, 2001; Павлов А., 2003; Гаранин и др., 2004). Освоение лесных и влажных биотопов ренаровой гадюкой отмечено нами также в трех популяциях Левобережья Средней Волги: во-первых, в Кинельском районе Самарской области (Красносамарское лесничество), во-вторых, на границе Мелекесского района Ульяновской области и Ставропольского района Самарской области (окрестности Сусканского залива) и, в-третьих, в Сергиевском районе Самарской области (правобережная часть бассейна р. Сургут). Указанные пункты населяет подвид *V. r. bashkirovi*. Ренаровая гадюка (точнее – ее подвидовая форма гадюка Башкирова) в Красносамарском лесничестве ошибочно – ввиду необычной биотопической приуроченности наряду с морфологическими отклонениями «от нормы» – отмечалась как обыкновенная гадюка или гадюка Никольского, фигурируя под этими названиями в ряде работ (Маньковский, 1980; Горелов и др., 1992; Магдеев, Бакиев, 1995; Бакиев и др., 1996а).

Высокая плотность, 30–35 экз./га, отмечена в Татарстане, на специфических участках о. Спасский (Павлов А., Бакин, 2001), т.е. на северном пределе распространения вида. Еще более высокие значения плотности – до 43,3 ос./га – для Государственного комплексного заказника «Спасский» указываются в другой работе А.В. Павлова (2001) для разных биотопов: влажные луга (16,7–26,7), луговые степи (10,0–33,4), участки дубово-липового леса (6,7–20,0), заболоченные лесные участки (10,0–23,3), развалины зданий (13,3–43,3).

В Камешкирском районе Пензенской области в июле месяце на маршруте протяженностью 4 км в пределах участка «Кунчеровская лесостепь» заповедника «Приволжская лесостепь» встречено 3 степные гадюки, а в охранной зоне этого заповедного участка – 6 особей на 5 км (Ермаков и др., 2002). Согласно другим данным этих же авторов, на Кунчеровском участке встречается до 5,0–5,7 экз./га (Павлов П., 2001, 2003), а в охранной зоне Кунчеровского участка – 1,5–3 экз./га (Павлов П., Ермаков, 2005).

По данным Д.В. Магдеева (Магдеев, Бакиев, 1995) летом на землях совхоза «Восточный» (Большечерниговский район Самарской области) плотность вида достигает 30 экз./га, снижаясь в местах выпаса скота до 5. В Похвистневском районе, на территории памятника природы «Гора Копейка» (260 га), популяция оценена в 300 особей (Горелов, 1996). Согласно данным Д.В. Магдеева и А.И. Дегтярева (2002), относящимся к первой

декаде мая 1997–2002 гг., в окрестностях с. Парфеновка Кинельского района плотность в разные годы колебалась от 4 до 18 экз./га, причем численность в 2000 г. (16 экз./га) по сравнению с 1999 г. (5 экз./га) возросла более чем в 3 раза. Согласно же результатам наших исследований, встречаемость весной и осенью даже на локальных участках с максимальной плотностью в Большечерниговском (1995–1996 гг.), Кинельском (2000–2008 гг.), Сергиевском (2013 г.) Ставропольском (2002 г.) и Сызранском (2005–2007 гг.) районах Самарской области, а также в Мелекесском районе Ульяновской области (2002 г.) не превышает 3–4 экз./га, а в летние месяцы – 1 экз./га. По данным В.А. Кривошеева (2006), на территории Ульяновской области в Радищевском районе (1990, 2001 г.) максимальная плотность вида достигает 4–5 экз./га, в Новоспасском районе (окр. с. Васильевка, 1996 г.) – 5–6 экз./га, в Старокулаткинском районе (вблизи Золотой горы, 1995 г.) – 3–4 экз./га.

Плотность в наиболее предпочитаемых местообитаниях правобережной части Саратовской области достигает 2–5 экз./га, возрастая на специфических участках до 9 (Красноармейский район, окрестности с. Нижняя Банновка) и даже 14 (Татищевский район, окрестности ст. Курдюм), а в ряде районов саратовского Заволжья, на участках с травянисто-кустарниковой растительностью овражно-балочных систем, составляет 5–11 экз./га (Табачишина и др., 2002). По данным Б.С. Кубанцева и Н.А. Косаревой (1964), в Волгоградской области, в луговых биоценозах у Волго-Донского канала степная гадюка встречается со средней численностью 3 особи на двухметровой полосе учетного маршрута в 1 км, а на участках степи, далеко отстоящих от водохранилищ, встречаемость составляет 1–2 особи на маршруте той же протяженности. Сходные цифры (3 и 1,5 экз./км), по-видимому, для этих же самых биотопов – по результатам учета на маршрутах длиной 41 и 32 км соответственно – указываются в работе Г.С. Маркова и соавторов (1969). В 1960-х гг. плотность степной гадюки в лугово-степных биотопах междуречья Волги и Дона достигала 7–15 особей на 1 га, а в летние месяцы 1986 г. численность в аналогичных биотопах оказалась в пределах 1–2 особи на 10 км учетного маршрута (Кубанцев, Колякин, 1989). По данным Д.А. Гордеева и соавторов (2012), средняя плотность по Волгоградской области составляет $2,8 \pm 1,13$ ос./га (416 наблюдений), несколько выше данный показатель в северных районах области (до $5 \pm 1,02$ ос./га, 150 наблюдений). В Калмыкии регистрировалось 7–12 ос./га на севере Сарпинской низменности (Киреев, 1983), 4–6 ос./га на юго-западе Ергенинской возвышенности (Ждокова, Шляхтин, 2002). Встречаемость в зарослях песчаной полыни близ с. Замьяны и в районе ст. Досанг Астраханской области, по данным учетных маршрутов в июне 1979 г., равнялась 0,2 экз./км (Бобров, 1985). Плотность населения в некоторых местах обитания на территории Харабалинского, Красноярского и Черноярского районов в июне 1991 г. составляла 0,66–2,35 экз./га (Божанский, Никеров, 1994). На закрепленных буграх в мелкобугристых и бугристых песках, примыкающих непосредственно к Волго-Ахтубинской пойме, среднее значение плотности вида равно 1,0 экз./га, а в изолированном массиве песчаных пустынь Берли – 2,35 экз./га (Божанский, Польшина, 1995). В сухой степи, находящейся на территории Западно-Казахстанской области в пределах $48^{\circ}55'–49^{\circ}20'$ с.ш. и $48^{\circ}10'–50^{\circ}25'$ в.д., во второй половине лета 1991 г. отмечена плотность 5–10 ос./га, причем все встреченные гадюки были молодыми (Ильин и др., 1995).

Сезонная и суточная активность. На островах Спасского архипелага в Татарстане сроки выхода из зимних убежищ на поверхность изменяются по годам и обусловлены сроками полного стаивания снегового покрова – с последних чисел марта до конца третьей декады апреля, уход на зимовку начинается в конце сентября и может растягиваться на месяц (Павлов А., 2003). В заповеднике «Приволжская лесостепь» (Пензенская область) самая ранняя встреча степной гадюки отмечена 17 апреля (1999 г.), самая поздняя – 25 сентября (2000 г.) (Павлов П., 2001). В Ульяновской области степная гадюка появляется в марте-апреле (Кривошеев и др., 2001), на востоке Радищевского района степные гадюки отмечались с 11 апреля (2005 г.) по 26 сентября (2004 г.) (Я. Кучера, личное сообщение). В

Самарской области, Большечерниговском и Похвистневском районах, появление степных гадюк наблюдается в первой половине апреля, уход на зимовку приходится на 15–20 сентября (Магдеев, 1995). В Ставропольском районе Самарской области сеголеток был пойман А.Н. Песковым (личное сообщение) 14 сентября 2002 г. В Саратовской области степные гадюки появляются после зимовки в конце марта – апреле при температуре воздуха +6...+9° и выше, перед зимовкой отдельные особи попадают еще во второй половине октября (Шляхтин и др., 2005). У станции Курдюм Татищевского района Саратовской области первые змеи наблюдались с 7 апреля (1992 г.), массовое появление отмечается во второй половине апреля, в начале сентября наблюдаются небольшие скопления змей около мест зимовок, а к концу сентября – первой половине октября восточные степные гадюки уходят на зимовку (Табачишина и др., 2002). Нами в Татищевском районе степная гадюка поймана 23 сентября 2001 г., экземпляр хранится в ИЭВБ РАН. В Волгоградской области ренаровы гадюки выходят из зимовки при температуре воздуха от +10°С, массовое появление отмечается во второй половине апреля; на зимовку уходят в конце октября; период активности длится около 215 дней (Гордеев и др., 2012). У западной границы бассейна Нижней Волги, в окрестностях Элисты, известна встреча взрослого самца в конце февраля (Ждокова, Пресняков, 2000). У восточной границы бассейна Нижней Волги, на юге Уральской области, в 1958–1960 гг. активных гадюк наблюдали с начала апреля до конца октября (Окулова, 1981).

Половые различия в динамике сезонной активности восточной степной гадюки являются, вероятно, не столь резкими, как у обыкновенной гадюки (табл. 50, ср. с табл. 21).

Таблица 50

Встречаемость самцов и самок восточной степной гадюки на маршруте
в национальном парке «Хвалынский» (2015 г.)

Пол	Даты					
	2–4, 9 мая		12–17 июня		21–22 августа	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
самцы	14	58,3	12	46,2	7	35,0
самки	10	41,7	14	53,8	13	65,0

По данным из Татарстана, до середины мая гадюки, населяющие о. Спасский, ведут дневной (один пик активности) образ жизни; далее суточная активность змей приобретает смешанный характер – от дневного до ночного, в зависимости от микробиотопических и погодных условий (Павлов А., 2003). В Пензенской области в весенний период змеи активны в течение всего дня, летом наибольшая активность наблюдается в утренние и вечерние часы – до 11 и с 18, осенью – в краткие дневные часы, когда змеи грелись на солнце (Павлов П., 2001). Д.В. Магдеев (1995) утверждает, что на территории Самарской области и Западного Казахстана степная гадюка имеет на протяжении всего сезона (не только весной и осенью, но и в течение всего лета) один пик активности. У «самарских» гадюк он в среднем приходится, по данным Магдеева, на 13 часов. Сообщая такую информацию о Западном Казахстане, этот автор ссылается на работу Окуловой (1981). На самом деле Н.М. Окулова пишет о двух пиках в июне-июле – «максимум активности с 9 до 12 и с 15 до 18 ч.» (с. 93). Якобы однопиковая летняя активность степной гадюки в Самарской области не подтверждается ни нашими данными, ни данными других исследователей. Так, А.Н. Песков (2003) приводит данные, согласно которым в Кинельском районе однопиковая в апреле и начале мая встречаемость вида со второй половины мая превращается в двухпиковую. В Саратовской области наиболее ранний утренний выход гадюк во второй половине апреля приходится на 9–10 часов при температуре воздуха выше 12°, с апреля по июнь степная гадюка активна на протяжении всего дня (Табачишина и др., 2002), переходя летом с дневной на утреннюю и вечернюю активность, но в пасмурную погоду она активна и днем (Шляхтин и др., 2005, 2006). В Волгоградской области ренаровы гадюки активны ранней весной с 8:30 до 17:00 часов; в летний период график суточной активности имеет двухвершинный характер: утренняя

активность с 7:30 до 10:00, вечерняя – с 16:00 до 19:00 (Гордеев и др., 2012). В Калмыкии ранней весной и осенью эти змеи проявляют активность в течение всего дня, в начале мая – только в утренние часы. Летом они покидают убежища утром при температуре почвы 19–22° и остаются активными до 10 часов, затем пережидают жару в убежищах или тени, вечером активные гадюки встречаются с 18 до 22 часов, иногда и в более позднее ночное время (Киреев, 1983). В Волгоградской и Астраханской областях в утреннее прохладное время змеи держатся не далее 1–1,5 м от входа в ночное убежища с освещенной стороны, обогреваясь в солнечных лучах. Как правило, норы, в которых укрываются змеи, расположены у основания кустов тамариска. Утренняя активность в апреле-мае в ясные солнечные дни начинается с 9 часов до 9.30, сдвигаясь в пасмурные и прохладные на 10–11 часов. С 11 до 13–14 часов гадюки могут быть встречены и на удалении нескольких десятков метров от своих нор. Позже, если день жаркий, змеи находятся у «родного» куста с теневой его стороны. Активность в этот период однопиковая и заканчивается в 19.30–20.30 (Литвинов, 2005).

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

Размножение. Согласно данным из различных регионов, половая зрелость у степной гадюки наступает в двух- или трехлетнем возрасте (Чернов, 1950; Богданов, 1965; Котенко, 1981) при длине тела 295 мм и более (Брушко, Фомина, 1970; Котенко, 1981; Окулова, 1981; Тертышников, 2002). На севере Нижнего Поволжья степные гадюки достигают размеров половозрелых особей перед третьей зимовкой, а после нее, по-видимому, способны включаться в размножение (Табачишина и др., 2003а, б). На юге Украины степные гадюки в равнинных популяциях могут достигать половозрелых размеров сразу после второй зимовки, на втором году жизни (Котенко, 1989).

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

Исследования, данные которых можно трактовать в пользу «*aspis*» стратегии у ренаровой гадюки, проводилось как в естественных условиях (Брушко, Фомина, 1970), так и в искусственных (Островских, 2002, 2003). В Казахстане, в Чу-Илийском междуречье перед уходом гадюк на зимовку вес семенников превышает апрельский. Спаривание начинается с конца марта и длится до середины мая. В июне-июле сперматогенез прекращается. Формирование гамет в августе-октябре вызывает осеннее увеличение веса семенников. Спермии способны сохраняться в семенных канальцах в течение всей зимы (Брушко, Фомина, 1970). С.В. Островских (2002, 2003), занимающийся исследованием вида на Северно-Западном Кавказе, при проведении экспериментов в условиях террариума пришел к выводу, что холодовая стимуляция не является обязательной при размножении ренаровых гадюк. Потомство в неволе было получено от особей, отловленных из природы в последней

декаде октября и содержавшихся 6–8 дней без света при температуре 16–20°. Затем змей перевели в террариум с обогревом (22–28°) и 12-ти часовым фотопериодом. Уже в начале ноября эти гадюки спаривались, а в феврале принесли потомство. Однако от экземпляров, которые были пойманы осенью и сразу помещены в вольер комнаты искусственного климата с температурой 24–26° днем и 16–26° ночью, потомства получить не удалось. По мнению Островских, достаточным условием инициации полового поведения вида может служить изменение светового режима. Наблюдаемое в террариуме осеннее спаривание ренаровых гадюк (подтверждаемое О.В. Кукушкиным, личное сообщение) позволяет предположить его возможность и в природе при соответствующих погодных условиях, как это отмечено (Trutnau u. a., 2005) у *V. aspis*.

В Волжском бассейне спариваться ренаровы гадюки начинают, за редким исключением (Павлов А., 2003), не ранее конца апреля (Магдеев, 1995; Павлов А., Замалетдинов, 2002; Табачишина и др., 2002; Песков 2003). По данным А.В. Павлова (2003), у степной гадюки на о. Спасск в Татарстане начало спаривания связано с полным стаиванием снега; наиболее раннее стаивание отмечено в последних числах марта, наиболее позднее – в конце третьей декады апреля; в это время начинается выход змей из зимних убежищ; через 15–20 дней после появления на поверхности первых гадюк начинается период спаривания, длящийся 7–10 дней. И.Е. Табачишина и соавторы (2002) сообщают, что на севере Нижнего Поволжья спаривание отмечается через 2–3 недели после выхода с зимовки, в это время встречаются «клубки» из 3–8 особей.

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

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

Количество эмбрионов у беременной самки или новорожденных в одном помете, по данным из Среднего Поволжья (Башкиров, 1929а; Гаранин, 1983, 1995б; Магдеев, Дегтярев, 2002; Песков, 2003; Гаранин и др., 2004; Павлов П., Ермаков, 2005; Бакиев, 2008), варьирует от 3 до 19. При вскрытии 5 самок, отловленных в саратовском Правобережье в конце мая – начале июня, обнаружено по 10–14 яиц размером 9,4–14,3×12,2–18,3 мм, в среднем 11,7±0,13×15,9±0,19 мм (Табачишина и др., 2002). Судя по количеству крупных фолликулов в яичнике и яиц в яйцеводах, помет одной самки в южной части междуречья Волги и Урала составляет от 5 до 18 особей, причем у самок длиной свыше 400 мм яиц было более 10 (Чернов, 1954). Среднее число яиц у беременных самок, отловленных на побережье водохранилищ Волго-Дона, равно 13,0 (Марков и др., 1969).

Ренарова гадюка является яйцевиворождающим видом. Рождение детенышей в Волжском бассейне происходит с конца июля до середины сентября (Чернов, 1954; Гаранин, 1983; Магдеев, Дегтярев, 2002; Павлов А., 2003; Песков, 2003; Табачишина и др., 2003б; Павлов П., Ермаков, 2005). В Саратовской области беременность длится около 100 суток (Шляхтин и др., 2006). По литературным данным, длина туловища с головой (L) новорожденных варьирует от 140 до 210 мм (Магдеев, Дегтярев, 2002; Табачишина и др., 2002, 2003а, б), при длине 180–210 мм масса составляет 4,4–4,5 г (Магдеев, Дегтярев, 2002).

В 2005 г. в Институте экологии Волжского бассейна РАН нами содержались 3 беременные самки. Две из них были отловлены 13 июня в Спасском районе Татарстана, на о. Мордово в Куйбышевском водохранилище. Одна из них ($L=485$ мм) родила 13 августа 9 живых детенышей (L 119–149 мм, масса 1,9–3,5 г), другая ($L=520$ мм) – 15 августа 14 живых

детенышей (L . 123–148 мм, масса 2,3–3,6 г). Третья самка (L .=450 мм) была поймана 14 августа в Ставропольском районе Самарской области, на правом берегу Волги, в с. Климовка. У последней самки 7–8 сентября родились 2 живых детеныша (L . 142, 145 мм, масса 2,8, 3,2 г) и 2 мертвых (одинаковой длины L .=138 мм, масса 3,6 и 4,0 г). С учетом этих данных пределы варьирования параметров новорожденных в Волжском бассейне составят: L . 119–210 мм, масса 1,9–4,5 г.

Известны случаи естественной гибридизации *V. renardi* и *V. berus* из Спасского района Татарстана (см. подраздел «Размножение» в разделе 3.1 «Обыкновенная гадюка»).

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

Взрослые линяют не менее 2–3 раз за сезон, молодые – чаще. А.В. Павлов (2003) сообщает о линьке степной гадюки в Татарстане, на островах Спасского архипелага, следующую информацию. Весной змеи, находящиеся на различных стадиях линьки, встречаются с двадцатых чисел апреля по начало июня; следующая «смена кожи» начинается 19–25 июля, с этого момента линяющих особей можно наблюдать в последующие 2 месяца. Нами 10 июня 2006 г. на о. Спасский встречен половозрелый самец с признаками приближающейся линьки (мутные глаза). В Ульяновской области у взрослых особей отмечено 3 линьки: в апреле-мае, июле-августе, в конце августа – начале сентября (Кривошеев и др., 2001). В.А. Линдгольм (Lindholm, 1902) пишет, что в течение лета в Каргалинской степи *Vipera renardi* линяет до 4–5 раз. В.Л. Десятков (1977) отмечает, что в неволе две особи данного вида при одинаковом содержании и кормлении линяли очень синхронно: с сентября 1973 г. по январь 1974 г. интервалы между линьками у одной были в среднем 26 дней, у другой 25,2 дня (6 линек). «В условиях Северо-Западного Кавказа половозрелые самки наиболее активно линяют в период с мая по август. Линька половозрелых самцов имеет 2 пика – в марте-апреле и в сентябре. Неповзрелые особи линяют равномерно в течение всего периода активности. Общая продолжительность процесса линьки и ее отдельных стадий зависит от температурных условий среды и индивидуальных особенностей змей. В условиях неволи змеи, в ходе сезона активности, линяли ежемесячно, и большинство особей имело не менее 5–6, а некоторые – по 7–9 линек. Процесс линьки длится от 7 до 16 суток (чаще 7–10), а продолжительность отдельных стадий линьки варьирует от 1 до 6 суток. Непосредственно линька длится 12–45 мин.» (Островских, 2003, с. 10–11). Степные гадюки сбрасывают старые покровы при температуре не ниже 15° и относительной влажности не ниже 35% (Банников, Дроздов, 1969).

И.В. Шуршина и А.А. Поклонцева (2009), наблюдая в серпентарии Института экологии Волжского бассейна РАН за степными гадюками, отловленными в Татарстане, Оренбургской и Самарской областях, и их потомством, полученным в неволе, отметили последовательные стадии линьки (известные для других видов змей): 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. Авторами уточняется, что у сеголетков степной гадюки может происходить практически одновременно с прояснением глаз. Ими приводится конкретный пример последовательности стадий линьки у особи, родившейся в августе 2008 г. от самки, которая была отловлена в Спасском районе Республики Татарстан (табл. 51).

Последовательности стадий линьки у сеголетка *V. r. bashkirovi*
(по: Шуршина, Поклонцева, 2009)

Дата	Стадии линьки	
	Брюшные и подхвостовые щитки	Глаза
07.12.2008	ясные	ясные
08.12.2008	слегка помутневшие	ясные
09.12.2008	мутные	ясные
10.12.2008	мутные	слегка помутневшие
11.12.2008	проясняющиеся	мутные
12.12.2008	проясненные	проясненные
13.12.2008	проясненные	проясненные
14.12.2008	проясненные	проясненные
15.12.2008	собственно линька	

Продолжительность жизни в природе змей данного вида достигает 7–8 лет (Банников, Дроздов, 1969; Банников и др., 1977; Alekperov, 1982, цит. по: Joger, Dely, 2005). По личному сообщению К.А. Ширяева, в Тульском экзотариуме отдельные экземпляры *V. renardi* живут более 11 лет.

Питание. Характер питания ренаровой гадюки определяется составом кормовых объектов, населяющих тот или иной биотоп. Если брать Волжский бассейн в целом, то основу пищевого рациона здесь составляют мышевидные грызуны, прыткие ящерицы, разноцветные ящурки и прямокрылые насекомые (Бакиев и др., 2008а, 2010в).

На территории Татарии, в Крестьянском лесу, расположенном в 4–5 км к северу от г. Спасск (ныне Крестьянский лес почти полностью затоплен Куйбышевским водохранилищем), питается «степная гадюка гл. обр. грызунами, (один случай – землеройка), иногда попадаются насекомые» и птенцы (Башкиров, 1929а, с. 143). Согласно более поздним данным (Павлов А., Бакин, 2001), в Татарстане на о. Спасск, возникшем после создания Куйбышевского водохранилища, прямокрылые составляют более 40% в питании степных гадюк, причем личинки прямокрылых – основная пища особей в возрасте до трех лет. Нами на этом острове 10–11 июня 2006 г. исследовано методом пальпации содержимое желудков 14 гадюк (1 самец, 8 беременных самок, 5 особей возрастом до двух лет): у 5 самок в желудках обнаружено по одной полевке, у одной ювенильной особи – остатки насекомых, желудки других змей были пустыми. Здесь же 22 июля 2006 г. мы обследовали 7 пойманных змей (1 самец, 5 взрослых самок – в том числе 3 беременные – и 1 годовик). В желудках самца и трех самок находилось по одной полевке, в желудке годовика – крупное прямокрылое насекомое, желудки двух беременных самок оказались без пищи.

Последние детальные исследования видового состава поедаемых прямокрылых в биотопах самой северной популяции *Vipera renardi* свидетельствуют об обычном использовании в качестве кормов насекомых этого отряда (Павлов А. и др., 2011б). Потенциальная кормовая база степной гадюки на острове в целом представлена 40 видами прямокрылых. В ходе анализа содержимого пищеварительного тракта обнаружены представители двух семейств: кузнечики (*Metrioptera bicolor*, *M. roeseli*) и саранчовые (*Chorthippus brunneus*, *C. biguttulus*, *C. mollis*, *C. dorsatus*). Кроме этого, из четырех десятков Orthoptera, населяющих о. Спасск видов, здесь в остатках пищи не встречены, но известны как кормовые объекты из соседней Ульяновской области (Кривошеев, 2006; Бакиев и др., 2008а) кузнечик *Decticus verrucivorus* и саранчовые *Calliptamus italicus*, *Oedipoda coerulea*, *Psophus stridulus*.

В Пензенской области – у 14 экземпляров из 20 – в желудках отмечены серые полевки, а у одного – прыткая ящерица (Павлов П., 2001).

У восточной границы бассейна Средней Волги, в Каргалинской степи, в желудках взрослых гадюк Ренара отмечены полевки и мыши, однажды землеройка (*Sorex*), у полувзрослых – только прыткие ящерицы (Lindholm, 1902).

Рацион ренаровой гадюки в Самарской области включает полевок, прытких ящериц и прямокрылых насекомых (табл. 52).

Таблица 52

Содержание желудков ренаровых гадюк из Самарской области (по: Бакиев и др., 2009)

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

В Саратовской области основой рациона весной являются мышевидные грызуны, доля которых к началу лета уменьшается: в пище встречается прыткая ящерица и разноцветная ящурка – 33,4%, прямокрылые – 58,6%. В середине лета доля прямокрылых еще больше – 66,8%. В августе в рационе преобладают прямокрылые, в незначительной степени присутствуют грызуны, пресмыкающиеся и земноводные. Примерно такая же картина наблюдается и в осенний период (Шляхтин и др., 2005).

Х. Христоф (Christoph, 1861) полагал, что в окрестностях Сарепты основным питанием могут быть мыши и, вероятно, также ящерицы. В статье Г.С. Маркова и соавторов (1969) приводятся данные о питании степной гадюки в Волгоградской области по содержимому 6 желудков: в 4 желудках обнаружено 5 особей мышевидных грызунов, в двух – 4 экземпляра прямокрылых. Д.А. Гордеев с соавторами (2012) сообщают, что у восточных степных гадюк, населяющих Волгоградскую область, заметна сезонная смена кормов: весной основу рациона составляют грызуны, а с начала лета до осени в желудках этих змей доминируют прыткая ящерица, разноцветная ящурка и прямокрылые насекомые.

В приморской полосе Калмыцкой области летом 1926 г. Е.И. Орлов и Б.К. Фенюк (1927) находили в желудках крупных гадюк перелетную саранчу *Locusta migratoria migratoria*. В Калмыкии степные гадюки питаются преимущественно насекомыми, поедая кроме того прытких ящериц (7,9% встречаемости), разноцветных ящурок (18,4%), домашних мышей (13,2%), обыкновенных полевок (5,3%) и птиц (5,3%) (Киреев, 1982).

На территории Астраханской области, в районе Богдо, А.С. Мальчевский (1941) отмечает в желудке степной гадюки одну разноцветную ящурку. Сезонные изменения состава пищи прослежены нами на гадюках, отловленных 14-20 мая, 15-21 июля и 15-18 сентября 2009 г. в Левобережье Нижней Волги, окрестностях ст. Досанг Красноярского района Астраханской области (Бакиев и др., 2010в). Здесь было отловлено 160 особей, 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. Данные о составе пищи гадюк из окрестностей ст. Досанг представлены в табл. 53. Согласно этим данным, в мае степные гадюки питались ящерицами и пауками, в июле и сентябре – прямокрылыми насекомыми и ящерицами. Изменение состава кормовых объектов в зависимости от сезона также

прослеживается у близкого вида *Vipera ursinii*: в Италии (Agrimi, Luiselli, 1992) беспозвоночные составляют 97,5% всего пищевого рациона в период между июлем и сентябрем, в остальное время гадюки предпочитают мелких млекопитающих (самцы – 66,6%, самки – 63,6%).

Таблица 53

Состав пищевых объектов в желудках гадюк Ренара из окрестностей ст. Досанг в 2009 г.
(по: Бакиев и др., 2010в)

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

Особо остановимся на вопросе о зависимости рациона степной гадюки от ее возраста (размеров). Известно, что в Татарстане (Павлов А., Бакин, 2001), Саратовской (Шляхтин и др., 2005) и Волгоградской (Гордеев и др., 2012) областях молодые гадюки Ренара питаются в основном беспозвоночными животными. Наши данные из Астраханской области (Бакиев и др., 2010в) не подтверждают этого. Например, среди отловленных в сентябре около ст. Досанг гадюк с наполненными желудками, были четыре сеголетка (длина туловища с головой 170–210 мм), и в желудках трех из них находились разноцветные ящурки (только в желудке одного – прямокрылое насекомое). С.А. Чернов (1954), изучавший питание степной гадюки на юге междуречья Волги и Урала, также указывал, что эти змеи в местах с большой численностью саранчовых и ящериц отдают пищевое предпочтение последним, причем годовалые гадюки «с успехом охотятся и заглатывают уже половозрелых и полновзрослых разноцветных ящурок» (с. 153).

По одним наблюдениям (Бакиев и др., 2010в), родившаяся в неволе молодь гадюки Башкирова *V. r. bashkirovi* из Татарстана охотно питается мышами, отказываясь, как правило, от прямокрылых насекомых и ящериц. Согласно другому опыту выкармливания (Фурман и др., 2011) новорожденных из этой же популяции, стартовым кормом с успехом служили кобылки, нимфы бананового сверчка и мраморного таракана, и только позже, по мере увеличения размеров, гадючата переходили на мясной (говядина, мясо курицы) рацион и живой корм (новорожденные мышата и крысята).

Молодые гадюки номинативного подвида *V. r. renardi* (Christoph, 1861) из Астраханской, Самарской и Ульяновской областей, а также с типовой территории в Волгоградской области, напротив, очень редко поедают мышей, предпочитая прямокрылых или ящериц. У нас пока недостаточно данных о взрослых гадюках из популяций Волжского бассейна для сравнения пищевого предпочтения двух подвигов. Но можно указать, что у 60 половозрелых особей *V. r. renardi*, отловленных в окрестностях Досанга и начавших питаться в условиях террариума, отмечена та же тенденция, что и у их потомства: только две взрослые змеи отдавали предпочтение мышам, а остальные – прямокрылым или ящерицам (Бакиев и др., 2010в). Т.Н. Макарова и А.Л. Маленев (2013) сообщают, что 6 самок номинативного подвида *V. r. renardi*, отловленные беременными в окрестностях с. Верхняя Добринка Камышинского района Волгоградской области, в условиях неволи поедали предложенных им мышей, прытких ящериц и прямокрылых насекомых, при этом явного предпочтения одного вида корма другому не наблюдалось. За две – две с половиной недели до родов эти гадюки перестали питаться, отказываясь от предложенного корма.

В отношении объектов питания восточная степная гадюка – довольно пластичный вид. В неволе степные гадюки из Самарской области охотно едят размороженную кильку (Магдеев, Дегтярев, 2002). На территории Красносамарского лесничества (Кинельский район Самарской области) в питании гадюк *V. r. bashkirovi* отмечены не только прыткие ящерицы, серые и рыжие полевки, но и малек золотого карася, остромордые лягушки, веретеница, обыкновенный уж, птенцы (Маньковский, 1980; Песков, 2003; Бакиев и др., 2009).

В Ульяновской области в питании сеголетов и взрослых гадюк Ренара отмечались личинки и имаго пруса итальянского (в желудке до 5–6 экз.), а также прыткие ящерицы (Кривошеев, 2006). В.А. Кривошеев (личное сообщение) 26 июня 2003 г. в Старокулаткинском районе Ульяновской области, около Золотой горы, методом пальпации исследовал содержимое желудков у двух взрослых особей (самец и самка). Из желудка самца извлечен обыкновенный хомяк, у самки обнаружены полевка обыкновенная и прыткая ящерица. В июле 2003 г. в Радищевском районе Ульяновской области Кривошеевым отмечены – в желудках 4 молодых экземпляров – 2 серых кузнечика, прус итальянский, 4 личинки голубокрылых и трескучих кобылок. В Красной книге Ульяновской области о питании степной гадюки сообщается: «Молодые гадюки кормятся насекомыми – прус итальянский) и паукообразными; взрослые – ящерицами, мышевидными грызунами, птенцами воробьиных, их яйцами, земноводными (зелеными жабами и чесночницами» (Кривошеев, 2004, с. 164).

В.А. Хлебников (1924) пишет, что ренарова гадюка в Астраханском крае питается насекомыми, лягушками, ящерицами, мелкими грызунами и птенцами. Если в районе охоты гадюк обитают ящерицы и прямокрылые, то предпочтение отдается ящерицам (Чернов, 1954; Смирновский, 1963). По-видимому, гадюками поедается падаль: 11 июня 2006 г. в Татарстане, на о. Спасск, из желудка беременной самки *V. r. bashkirovi* нами извлечена полевка с многочисленными яйцами мух на шерсти.

Ренаровы гадюки потребляют насекомых, относящихся не только к отряду прямокрылых: например, на юге Уральской области Западно-Казахстанского края в питании отмечены чешуекрылые – гусеницы озимой совки (Окулова, 1981), а в Чу-Илийском междуречье, в окрестностях ст. Отар, т.е. на границе Алма-Атинской и Джамбульской областей Казахстана, – два вида богомоловых (Богданов, 1968). В Казахстане рацион включает жуков и паукообразных (Параскив, 1956). В желудочно-кишечном тракте особей из Ставропольского края обнаружены тараканы, богомолы, жуки, а также многоножки (Тертышников, Высотин, 1987). В Степном Крыму и на острове Куюк-Тук в Присивашье гадюки поедают сколопендр: остатки последних в экскрементах змей не составляют редкости (О.В. Кукушкин, личное сообщение).

По данным из Украины, на черноморском о. Орлов в период гнездования птиц степные гадюки питаются яйцами (Щербак, 1966) и птенцами чаек, утиных и куликов, в остальное время года – обыкновенной полевкой и прыткой ящерицей (Котенко, 1981). В Черноморском заповеднике, в прореженных светлых колках, окруженных степью и расположенных далеко от воды, отмечены случаи поедания яиц и птенцов обыкновенного скворца. При этом от ренаровой гадюки страдали в основном низко (до 4 м) развешанные гнезда. Гадюкой никогда сразу не поедались все яйца или птенцы в скворечнике. Так, в одном гнезде 11 и 12 мая 1955 г. исчезло по одному яйцу, 13 мая – два птенца. После поедания гадюкой одного или двух птенцов скворцы продолжали кормить остальных. Гадюка не прекращала похищать яйца или птенцов из гнезда и, только уничтожив их всех, переходила к следующему гнезду (Ардамацкая, 1960).

По наблюдениям в Татарстане, змеи, участвующие в размножении, как правило, не питаются до окончания брачного периода; самки начинают питаться раньше самцов; молодые змеи при достаточных для пищевой активности условиях приступают к охоте практически сразу после выхода из зимних убежищ (Гаранин и др., 2004). Летом в Калмыкии степные гадюки охотятся иногда ночью (Киреев, 1983). В связи с ночной охотой можно

заметить, что в питании степной гадюки важную роль играют полевки рыжая *Clethrionomys glareolus* и серая *Microtus arvalis*. Это – грызуны, которые имеют полифазную активность с пиками, приходящимися на сумеречные часы.

В неволе степные гадюки из Казахстана охотнее схватывают саранчевых, чем грызунов. В один прием гадюка заглатывает 3–4 экземпляра саранчи и переваривает их за 30–48 часов (Параскив, 1956).

На севере Нижнего Поволжья – в Саратовской области – Г.В. Шляхтин и соавторы (2005) отметили у гадюк Ренара 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.

В окрестностях ст. Досанг (Красноярский район Астраханской области), по данным А.Г. Бакиева и соавторов (2010в), в 2009 г. был хорошо выражен один пик – в начале осени. В выборке из окрестностей Досанга процент змей с пищей в желудках увеличивался 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 ($t_{\phi}=1.17$, $P>0.05$). Таким образом, с уверенностью можно говорить только об одном – осеннем – пике пищевой активности в общей выборке ($n=160$). Надо заметить, что «общая» выборка включала змей, отловленных на двух участках примерно равной площади (10 га). Первый участок расположен к северу от ст. Досанг, а второй, примыкающий к берегу Ахтубы и изолированный от первого железнодорожным полотном – к югу. Сезонные изменения доли наполненных желудков гадюк с этих участков различались. На первом участке в мае отловлено 83 гадюки, у 6 (7,2%) из них отмечены наполненные пищей желудки; в июле – 31 гадюка, с пищей 5 (19,4%); в сентябре – 12 гадюк, с пищей 8 (66,7%). На втором участке в мае отловлено 10 гадюк, у 5 (50,0%) из них отмечены наполненные пищей желудки; в июле – также 10 гадюк, с пищей 2 (20,0%); в сентябре – 14 гадюк, с пищей 6 (42,9%). Иными словами, в случае со вторым участком выявляется тенденция повышения трофической активности не только осенью, но и весной. Однако, на втором участке статистически значимых различий – при сравнении выборочных долей – между маем и июлем не выявлено ($t_{\phi}=0,34$, $P>0,05$), поэтому утверждение о весеннем пике на основании изложенных данных будет некорректным.

По данным М.И. Фоминой (1972), при вольерном содержании в Узбекистане степная гадюка поедает разнообразных насекомых, ящериц и грызунов, отдавая предпочтение саранчовым, ящерицам и новорожденным мышам, а суточная потребность змей данного вида оценивается автором, как для обыкновенной гадюки: змеи длиной 300–350 мм – 0,4–1,0 г, 350–450 мм – 0,3–1,4 г, 450–500 мм – 1,0–1,6 г. По материалам из Ставропольского края, масса потребляемой в сутки пищи варьирует от 1,8 до 12 г (Тертышников, Высотин, 1987). Опытным путем установлено, что в течение недели одна взрослая особь принимает 1–2 раза пищу общей массой до 30 г, в среднем 4 г/сутки (Тертышников, 2002).

Без пищи, принимая лишь воду, ренаровы гадюки способны жить несколько месяцев (Параскив, 1956).

Глава 4 СИСТЕМА КРОВИ

Кровь является одной из самых динамичных систем организма, и, не будучи объединенной в единую структуру, по своим функциям и постоянству морфологического состава представляет собой своеобразный подвижный орган (Заварзин, 1953). Она отражает в себе жизнь многих органов и систем. Это – соединительная ткань с хорошо развитым межклеточным веществом. К системе крови также относятся органы и ткани, выполняющие гемопоэтическую и иммунную функции.

У рептилий, как у других пойкилотермных животных, доля периферической крови не постоянна и колеблется в пределах 5–7% от массы тела (Ашкинази, 1979; Lillywhite, Smits, 1984). У змей этот показатель приближается к верхней границе и сильно меняется, увеличиваясь или снижаясь, в силу особенностей физиологического статуса и двигательной активности.

В постэмбриогенезе элементы крови пресмыкающихся имеют много общего, с одной стороны, с клеточными элементами нижестоящих групп позвоночных, в том числе рыб и земноводных, с другой стороны, – сходны с таковыми системы крови теплокровных (Иванова, 1995). Их развитие уже не связано с водной средой, особенности гемопоэза во многом, по-видимому, обуславливаются воздействием сил гравитации (Коржуев и др., 1957), а система крови у них достаточно высоко организована, и состав форменных элементов наиболее многообразен, что обуславливается далеко заходящей дивергентной дифференцировкой, как в морфологическом, так и в качественном отношении.

Морфологический состав периферической крови гадюк

Материал и описание элементов крови, представленных в данном разделе, основано на подробном рассмотрении препаратов периферической крови, отпечатков селезенки, передней доли печени, тимуса, пунктата костного мозга обыкновенной гадюки в центральной части Волжско-Камского края. При изучении образцов степной гадюки в рамках принятого методологического подхода видимых различий в составе и морфологии клеточных элементов периферической крови обоих видов не выявлено.

В силу редкости степной гадюки и ее охранный статус не исследованы органы кроветворения и иммунной системы, последнее требует умерщвления рептилий. Однако, идентичность большинства и достаточно детальное сходство остальных элементов свободного кровотока, а также филогенетическая близость видов, дает нам основание считать систему крови мелких щиткоголовых гадюк одинаковой. Под системой подразумевается, вся совокупность тканей и органов, ответственных за продукцию форменных элементов и поддерживающих собственный состав. Клетки периферической крови с таких позиций являются лишь «вершиной айсберга», а их сходство говорит о сходстве всей системы крови обыкновенной и степной гадюк.

Таким образом, представленная схема элементов периферической крови характерна для обоих видов, а возможные различия в рамках задачи по описанию морфологии и состава существенного научного и практического значения не имеют.

Стволовая клетка (гемоцитобласт, гемогистобласт) – светооптически крупная ($14,4 \pm 0,9$ мкм, $n=18$) округлая, полигональная или овальная клетка. Ядро неправильной округло-овальной формы, занимает центральное положение, реже – эксцентрично; имеет сетчато-зернистую структуру, образованную тончайшими хроматиновыми нитями, и включает от одного до нескольких четко выделяющихся ядрышек. Ядро окружено узким ободком глубоко базофильной цитоплазмы со слегка осветленной зоной вокруг ядра. Клетки такого вида выявляются в пунктате костного мозга, в отпечатках селезенки, изредка – в отпечатках передней доли печени и мазках периферической крови.

Из морфологически не дифференцируемых лимфоцитоподобных клеток здесь наблюдаются элементы, которые можно квалифицировать как стволовые клетки. Несмотря на принадлежность к классу морфологически не распознаваемых клеток, наличие их в большом количестве в костном мозге и селезенке, а также такие особенности, как узкий ободок цитоплазмы при большом размере самой клетки, и отсутствие, в отличие от бластов, перинуклеарной зоны, позволяет считать эти клетки стволовыми. Подобная структура стволовой клетки описана в других работах по кроветворению и крови рептилий (Хамидов и др., 1978, 1986). Ультраструктурно цитоплазма стволовой клетки бедна органоидами, содержит единичные мелкие пузырьки шероховатого и гладкого ретикулюма, мелкие единичные митохондрии округлой или удлинённой формы (Хамидов и др., 1978). Скопления хроматина примыкают к внутренней ядерной мембране. Центральная зона ядра также заполнена хроматином.

Клетки эритроцитарного ряда

Проэритробласт – самый молодой элемент эритроцитарного ряда. Это не во всех случаях различимая клетка обнаруживается в кроветворных органах гадюк, редко – в периферической крови. Светооптически ядро имеет нежносетчатую структуру хроматина, занимает большую часть клетки с почти центральным расположением и содержит 2-3 ядрышка. Цитоплазма выражено базофильна: без просветлений, по интенсивности – более чем у стволовой клетки.

Эритробласт [рис. 76 (1)] – округлая клетка с большим нежным ядром в силу сочетания глыбчатого хроматина с плавными переходами в бледный эухроматин, часто содержит ядрышки. Цитоплазма окрашивается в темно-синий цвет неравномерно. Размер эритробластов в среднем составляет $12,6 \pm 0,8$ мкм ($n=36$). Начиная со стадии проэритроבלата созревающие эритроциты способны к делению. Поэтому в мазках крови могут встречаться фигуры митоза, особенно у особей с активными процессами регенерации.

Нормобласт [рис. 76 (2)] – более часто встречающаяся в периферическом русле клетка эритроцитарного ряда. Он имеет неравновеликие продольные и поперечные размеры, несколько превышающие размеры эритробласта ($12,9 \pm 0,8 \times 9,5 \pm 0,4$, $n=67$). Эта клетка способна делиться митотически и в тоже время накапливать гемоглобин. Базофилия цитоплазмы на этой стадии уменьшается, ядро приобретает грубую глыбчатую структуру хроматина с чередованием отчетливых зон эухроматина. Последний служит индикатором активной продукции гемоглобина в этих клетках (Strik et al., 2007).

По способности воспринимать кислые и основные красители, что зависит от количества гемоглобина, встречающиеся в мазках периферической крови нормобласты можно разделить на полихроматофильные (*полихроматофильные нормоциты*) [рис. 75 (С), 75 (3)] и оксифильные (*оксифильные нормоциты*), или зрелые эритроциты [рис. 75, 76 (4)]. Цвет их цитоплазмы меняется при окраске по Романовскому-Гимзе по мере накопления гемоглобина в направлении: базофильно-серый – серо-желтый – розово-оранжевый. У рептилий процесс эритропоэза частично завершается в кровеносном русле, и у гадюк в мазках крови встречаются нормоциты на всех стадиях митоза [рис. 75 (А), 76], а также амитотически делящиеся клетки. В периферической крови гадюк в весенне-летний период отмечается много молодых клеток эритроцитарного ряда.

Размер полихроматофильных нормоцитов составляет $15,9 \pm 0,5 \times 11,7 \pm 0,4$ мкм ($n=62$). Взрослые эритроциты имеют овально-эллиптическую форму с гладкими наружными очертаниями. В отличие от других элементов ряда их размер широко варьирует: в продольном сечении ($n=100$) $14,5-23,6$ мкм, в поперечном – $5,5-14,5$ мкм (в среднем $18,4 \pm 0,8$ и $10,5 \pm 0,9$ мкм). Другие авторы указывают примерно сходные размеры: М.-С. Saint Girons (1970) – $16,1 \times 10,5$; А.С.Воробьева (2007) – $15,2 \pm 0,30 \times 11,1 \pm 0,20$.

Цитоплазма зрелых эритроцитов имеет розово-красный (розово-оранжевый) цвет (рис. 75). Вокруг ядра и по краям клетки окраска более интенсивная, что обусловлено неодинаковой плотностью цитоплазмы. Ядро повторяет форму клетки. У рептилий оно

является функционирующим (Ашкинази, 1979). Хроматин ядра располагается в виде тесно друг возле друга лежащих равномерных глыбок на общем сине-голубом фоне. Значительную долю эритроцитов составляют клетки, имеющие много выростов и инвагинаций ядра, иногда достигающих до полной сегментации. Подобная структура ядра зрелых эритроцитов отмечена для гюрзы и полозов А.Т. Акиловым с соавторами (1975), по их данным в зрелых элементах ряда часто имеет место почкование ядра. Такое же явление в эритроцитах крови рыб (Житенева и др., 1989) связывается с условиями существования организма, и, в какой-то мере, специфично для вида, а в крови прудовых рыб встречается при тяжелых токсических заболеваниях.

Помимо охарактеризованных клеток эритроцитарного ряда в периферической крови исследуемого вида можно наблюдать множество переходных между ними форм с промежуточными признаками.

В крови гадюк присутствуют клетки с отклонениями в развитии и/или невыясненного функционального значения. Изредка встречаются безъядерные эритроциты (эритропластиды), наблюдается анизоцитоз и пойкилоцитоз [серповидные ядерные или с заостренными на одном или обоих полюсах клетки образованиями цитоплазмы, см. рис. 76 (5, 6)]. Такие элементы встречаются в низком количестве у здоровых особей, их повышенное содержание предположительно может наблюдаться у рептилий с острыми хроническими инфекциями (Frye, 1991). Обычны встречи эритроцитов меньше указанного размера – микроцитов.

В препаратах крови отмечаются элементы, называемые *випроцитами* и принадлежащие к эритроцитарной группе клеток [рис. 75 (В), 76 (7)]. А.А. Переваловым (1973), впервые их описавшим, и вслед за ним рассматриваемыми другими естествоиспытателями (Соколова и др., 1997; Павлов, 1998; Большакова, Бакиев, 2005; Воробьева, 2007), функция випроцитов предположительно связывается с их невыясненной ролью в ядообразовании. Светооптически они имеют форму расширенного в поперечном сечении эллипса или форму почти правильного круга. От круглого ядра отходят к цитоплазматической мембране канальцы, в числе 1–13, от чего клетка напоминает колесо со спицами. Сделано предположение (Павлов, 1998) о стадийности развития випроцитов: молодые крупные клетки без канальцев, взрослые клетки с канальцами и клетки в стадии деформации и разрушения. Нами было высказано предположение о механизме образования випроцитов в мазках крови (Хайрутдинов и др., 2008). Наличие данного морфологического типа клеток, наиболее крупных в эритроидном ростке ($19,5 \pm 1,4 \times 14,3 \pm 1,2$ мкм, $n=50$) обусловлено именно их размером. «Випроциты» отмечены (Большакова, Бакиев, 2005; Воробьева, 2007; наши данные) – кроме, как в крови гадюковых змей – у обыкновенного ужа, медянки и ящериц (*L. agilis*, *Z. vivipara*, *A. fragilis*), но в значительно меньшем количестве. Принимая во внимание меньший, чем у змей размер эритроцитов (Saint Girons, 1970; Sevinç et al., 2000; Ганщук, Воробьева, 2009) следует вспомнить технику приготовления мазка, в ходе изготовления которого эритроциты разного размера испытывают различное воздействие. Так крупные эритроциты змей, имея большую площадь поверхности и объем цитоплазмы, чаще получают локальные разрывы клеточной мембраны с потерей в таких участках окрашенного содержимого, давая вид спицеобразных «випроцитов». Эритроциты ящериц также подвергаются такому воздействию, но их меньший размер реже приводит к описанному результату, отсюда – меньшее число випроцитов в крови ящериц. Если приведенное объяснение верно, то наличие «випроцитов» не имеет существенного диагностического значения.

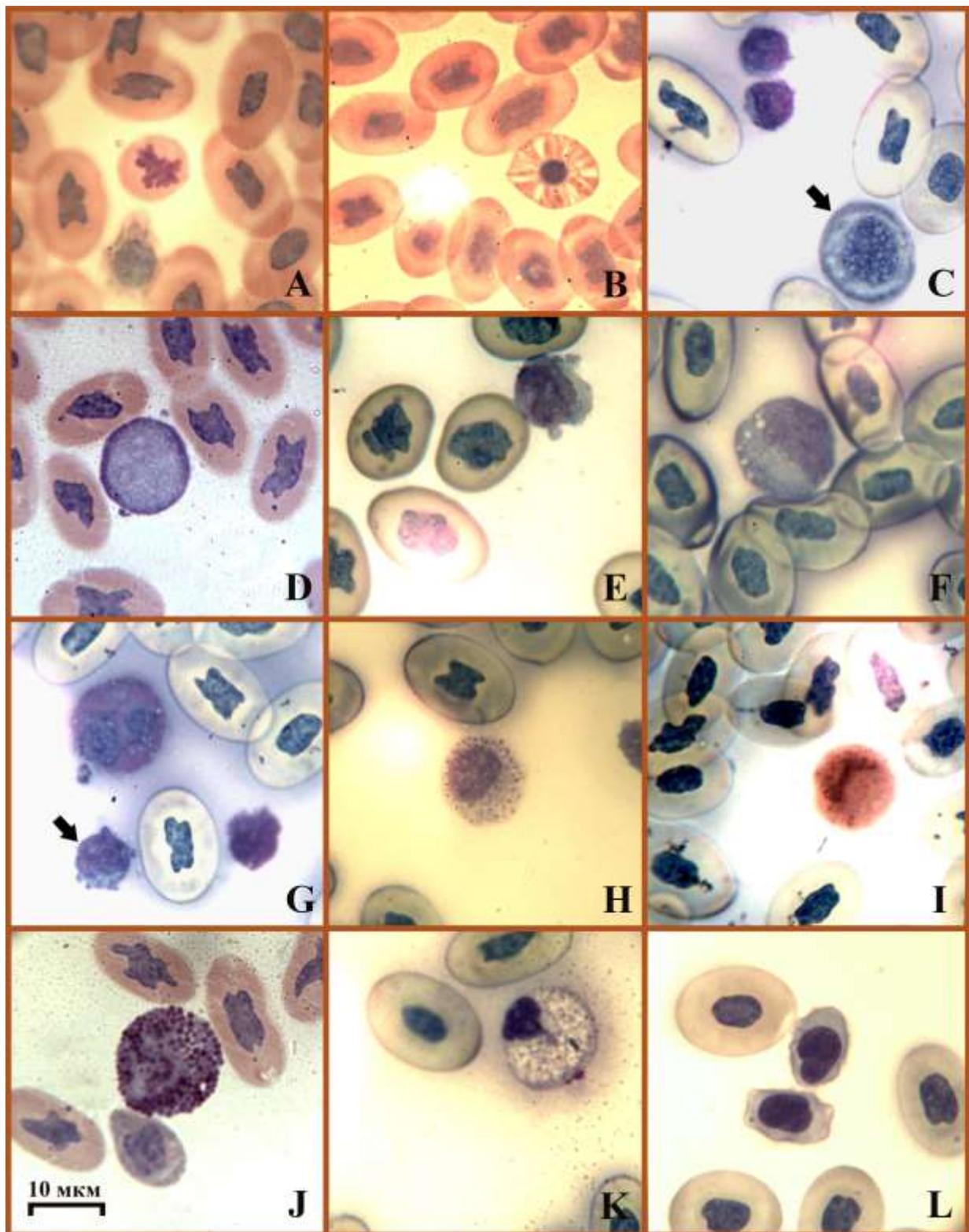


Рис. 75. Микрофото клеток периферической крови гадюк. Окраска по Романовскому-Гимзе
А. Митоз эритроидной клетки (метафазная пластика). **В.** Випроцит. **С.** Полихроматофильный нормоцит (указан стрелкой); в верхней части – два малых лимфоцита. **Д.** Лимфобласт, видны ядрышки. **Е.** Большой реактивный лимфоцит. **Ф.** Моноцитарный лейкоцит. **Г.** Сегментоядерный гетерофил (нейтрофильный тип); малый лимфоцит (указан стрелкой); «тень ядра» (справа внизу). **Н.** Гетерофильный миелоцит (азурофильный тип). **И.** Эозинофил. **Ж.** Зрелый базофил; под ним – деформированный полихроматофильный нормоцит. **К.** Вакуолированная клетка гетерофильного происхождения. **Л.** Два тромбоцита. На всех фото присутствуют эритроциты (оксифильные нормоциты) с различными контурами и степенью инвагинации ядер. Различия клеток по цвету цитоплазмы обусловлены временем экспозиции при окрашивании мазков и степенью освещения при захвате изображений

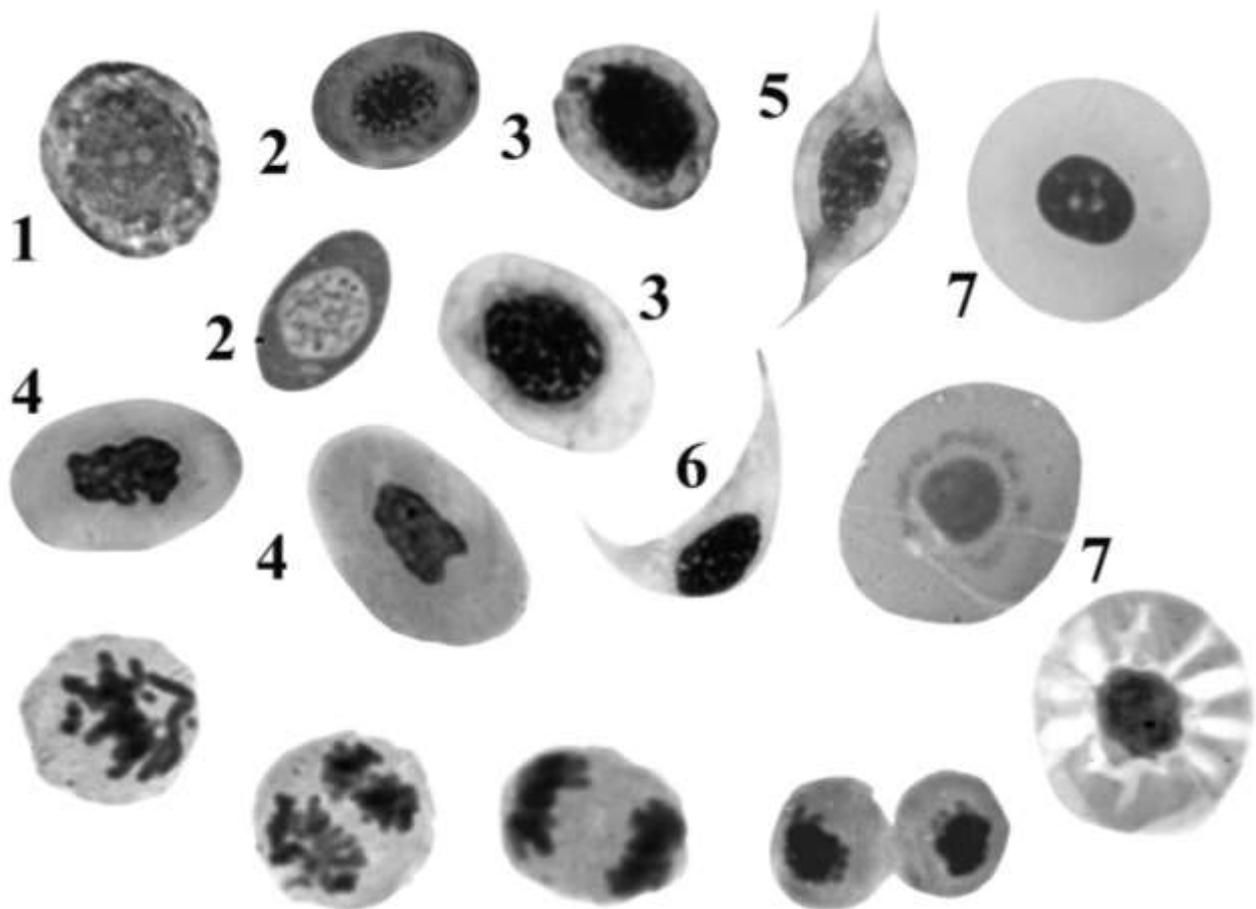


Рис. 76. Клетки эритроидного ряда периферической крови гадюк: 1 – эритробласт, 2 – базофильный нормобласт, 3 – полихроматофильные нормоциты, 4 – оксифильные нормоциты, 5 – веретеновидная эритроидная клетка (фьюзоцит), 6 – серповидный эритроцит, 7 – различные типы випроцитов; в нижней части рисунка приведены различные стадии митотического деления эритроцитов в кровеносном русле

Гранулоцитарные лейкоциты

В препаратах периферической крови гадюк выявлены 3 типа лейкоцитов, имеющих в своем составе гранулы: гетерофилы, эозинофилы и базофилы. По степени зрелости выделяются стадии миелоцита, палочкоядерного и сегментоядерного лейкоцитов. Клетки с незрелой зернистостью в гетерофильной и базофильной линиях гранулоцитов отмечаются редко, достаточно часто – вакуолизированные клетки.

Миелобласт [рис. 77 (1)] – родоначальная, не имеющая признаков дифференциации в сторону того или иного типа гранулоцитов, клетка. Бластные клетки животных, находящихся на разных ступенях эволюции имеют сходную структуру (Никитин, 1956; Болотников, Соловьев, 1980; Иванова, 1983; Карпуть, 1986; Хамидов и др., 1986). Миелобласт светооптически имеет эксцентрично расположенное ядро удлинённой или округлой формы, отличающееся нежной структурой. Наибольшие скопления ядерного хроматина распределены по всей кариоплазме с некоторой тенденцией размещения к периферии. Наблюдаются 2–4 ядрышка, имеющие гипертрофированный вид. Цитоплазма базофильна, иногда вакуолизированна, азурофильно гранулирована единичными зернышками, что говорит о гранулопластической направленности развития клетки. Размеры миелобластов обыкновенной гадюки составляют $14,8 \pm 0,7$ мкм ($n=28$).

Цитоплазма нешироким и неравномерным на своем протяжении ободком окружает ядро клетки (до 40–50% площади клетки). Ее общая форма варьирует от круглой до овальной. У ряда видов рептилий (агама, черепаха, варан, удавчик восточный, стрела-змея, среднеазиатская гюрза) бластные клетки имеют идентичную ультраструктуру (Хамидов и

др., 1979, 1986). Цитоплазма миелобластов у них содержит большое количество крупных митохондрий, сконцентрированных на одном из полюсов клетки, имеющих в основном удлиненную форму, выявляются мелкие неспецифические гранулы гомогенного характера.

Промиелоциты – начальная стадия дифференциации гранулоцитарного ряда. Клетка размером чуть более миелобласта, с более компактным слегка овальным, иногда бобовидным или неправильной формы эксцентричным ядром. В нем еще сохраняются остатки ядрышек. Базофилия цитоплазмы имеет различные тона и варьирует в зависимости от степени зрелости. У обыкновенной гадюки нами отмечались промиелоциты, имеющие в цитоплазме единичные базофильные и нейтрофильные гранулы.

Дальнейшая пролиферация приводит к уменьшению размеров ядра, конденсации хроматина, появлению специфической грануляции. Следует отметить, что в литературе (Andrew, 1968; Saint Girons, 1970; Акилов, 1971; Нишанбаев, Красильников, 1973; Перевалов, 1973; Турдыев, 1973; Хамидов и др., 1973, 1978, 1979, 1986; Акилов и др., 1975, 1975, 1975; Зинченко, 1975; Купер, 1980; Блекбаева и др., 1985; Давлятов, Махмудов, 1985; Зинякова, 1985; Cooper et al., 1985; Montali, 1988; Махмудов, 1989; Сватко, 1989; Voynous et al, 1996; Canfield, 1998; Васильев, 2005; Strik, 2007; Arikan et al., 2009) отсутствует единый взгляд на классификацию элементов гранулоцитарного ростка, поскольку по своим морфологическим и гистохимическим свойствам они достаточно заметно отличаются от гранулоцитов млекопитающих, а также значительно варьируют у разных видов собственно рептилий. Некоторые данные (Cooper et al., 1985) наводят на мысль, что эти клетки могут представлять отдельные стадии одного ряда. Их ультраструктура и гистохимическая характеристика предполагают псевдоэозинофильную и гетерофильную природу. Суммируя всю имеющуюся информацию мы на основе морфо-функциональных свойств у степной и обыкновенной гадюк выделяем три линии гранулоцитов: гетеро-, эозино- и базофильные лейкоциты.

Ранее нами (Павлов, 1998) в крови обыкновенной гадюки на основе морфологии клеток выделены самостоятельные линии нейтрофилов и гетерофилов. Дальнейшее изучение показало наличие в клетках этих линий грануляции различной природы, часто наблюдаемой одновременно. Кроме этого по функциональным свойствам выявляемые гранулоциты с исключительно нейтрофильной зернистостью и гетерофилами, являясь активными фагоцитами, сходны по функциональным свойствам с нейтрофилами млекопитающих (Styrt, 1989; Canfield, 1998; Васильев, 2005). Добавим, у близкого, к нами рассматриваемым видам, *V. erivanensis* «чистые» нейтрофилы не выявляются, но не обнаруживаются и гетерофилы (Arikan et al., 2009). В имеющихся немногочисленных публикациях по степной и обыкновенной гадюкам с территории Поволжья при оценке лейкоцитарной формулы нейтрофилы как самостоятельная группа также не учитываются (Ганшук, Литвинов, 2004; Воробьева и др., 2006; Воробьева, 2007; Воробьева, Ганшук, 2007).

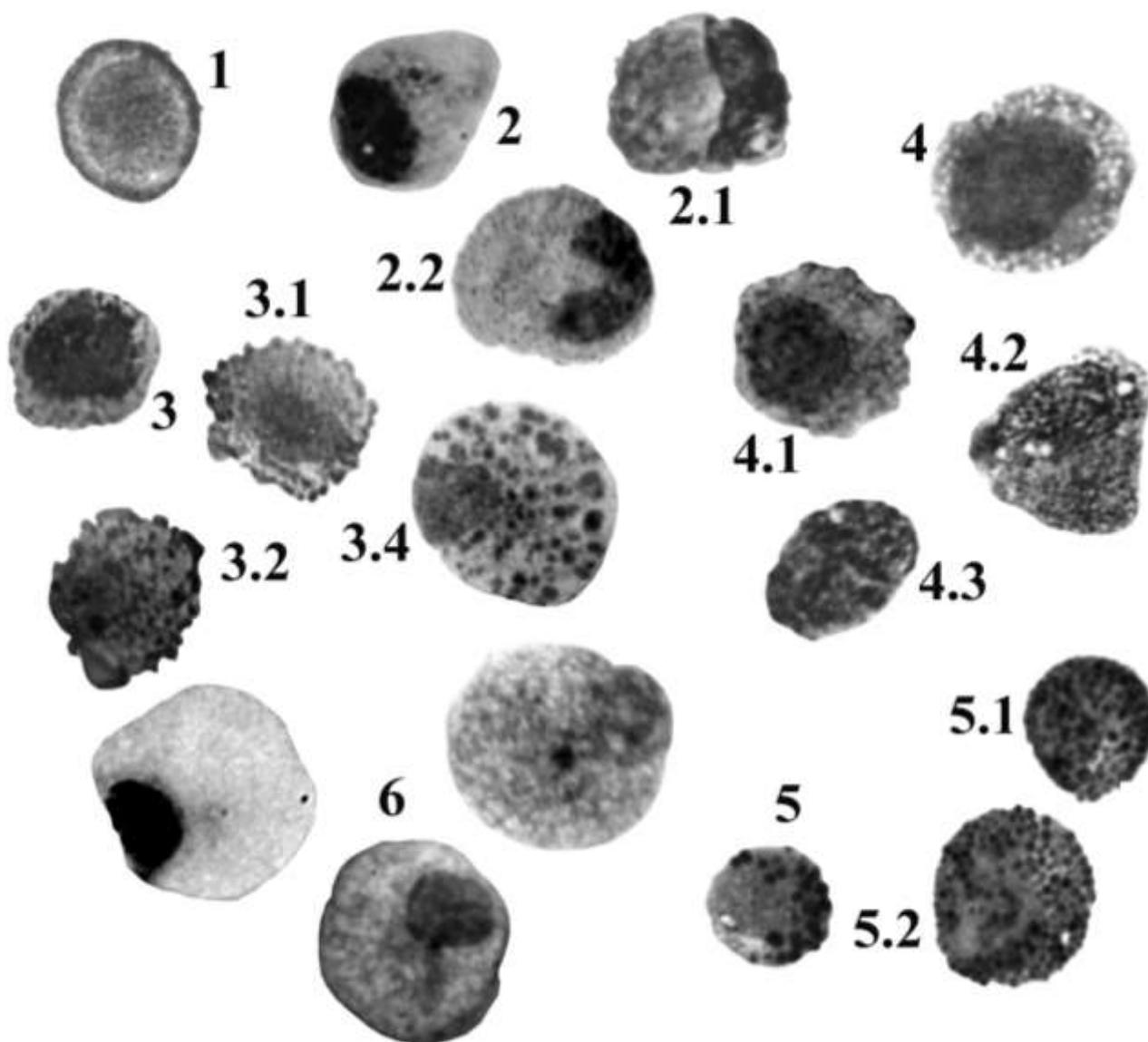


Рис. 77. Гранулярные лейкоциты системы крови гадюк:

- 1 – миелобласт;
гетерофилы: нейтрофильный тип: 2 – миелоцит, 2.1 – юная клетка, 2.2 – палочкоядерный гетерофил;
 азурофильный тип: миелоцит, 3.1 – созревающая клетка, 3.2 – зрелая клетка, 3.3. – токсически измененный гетерофил;
эозинофилы: 4 – миелоцит, 4.1 – созревающий эозинофил, 4.2 – зрелая клетка, 4.3 – зрелая клетка с лопастевидным ядром;
базофилы: 5 – молодой базофил, 5.1 – созревающий базофил, 5.2 – зрелый базофил, 6 – различные типы вакуолизированных клеток

Гетерофильный миелоцит (нейтрофильный тип) [рис. 77 (2)] – достаточно легко определяемая клетка со специфической пылевидной нейтрофильной зернистостью, охватывающей всю площадь цитоплазмы. В части клеток этого типа нейтрофильная зернистость может не проявляться или проявляется локально. Наряду с нейтрофильной зернистостью часто обнаруживаются более крупные неправильной или веретеновидной формы зерна эозино-, азурофильной природы и вакуоли, заполняющие более 50% цитоплазмы. Матрикс цитоплазмы окрашивается достаточно однородно в серовато-синие оттенки. Ядро такого миелоцита имеет, то округлую, то овальную форму с несколько

неправильными очертаниями и, как правило, расположено эксцентрично. Размер клетки составляет $14,5 \pm 1,0$ ($n=57$).

Гетерофильный миелоцит (азурофильный тип) [рис. 75 (H), 77 (3)] – клетки среднего размера ($10,9 \pm 0,9$, $n=40$), содержащие у гадюк зернистость с относительно крупным размером гранул, правильной округлой формой и азурофильной окраской. Они расположены свободно по площади цитоплазмы с некоторой тенденцией сгущения вблизи ядра. Такая зернистость сохраняется на всех стадиях развития, а сам ее характер соответствует некоторым формам зернистости псевдозозинофилов птиц (Болотников, Соловьев, 1980). Кроме этого, как правило, в цитоплазме присутствует нейтрофильная грануляция и розово-красно-фиолетовые зерна неправильной глыбчатой формы. Цитоплазма окрашивается неравномерно: в одних участках принимает кислые краски, приобретая красновато-розовый цвет, в других – проявляет базофилию с различной степени синими оттенками. На примере некоторых видов пресмыкающихся показаны (Хамидов и др., 1978; Cooper et al., 1985) различия электронной плотности матрикса разных типов гранул гетерофилов и возможность их взаимного превращения.

Дальнейшая пролиферация приводит к образованию сначала юных клеток [рис. 76 (2.1), 76 (3.1)], затем – *палочкоядерных гетерофилов* [рис. 77 (2.2), 76 (3.2)], имеющих большие размеры (от $17,0 \pm 1,4$ ($n=65$) до $19,0 \pm 1,2$ ($n=90$)). Ядро вытягивается и приобретает овально-эллиптическую форму, иногда изогнутую, с относительно широкими и узкими участками. На этой стадии структура ядра характеризуется сплетениями хроматина в продольном направлении и просветлениями между его нитями. Изредка в мазках крови встречается последняя стадия – *сегментоядерный гетерофил* [рис. 75 (G)], у которого ядро приобретает вид двух или, очень редко, трех отдельных образований с более плотной структурой хроматина, и ядро имеет неравновеликий гантелеобразный изогнутый вид. В зрелых гетерофилах ядро смещается к краю клетки, его структура становится менее однородной, чем в миелоцитах, а объем цитоплазмы увеличивается.

Гетерофилы рептилий наиболее реактивные из лейкоцитов и обладают высокой фагоцитарной активностью, что хорошо заметно на препаратах периферической крови у особей с выраженными воспалительными процессами, что также отмечено у других видов рептилий (Хамидов и др., 1986; Васильев, 2005). В этих случаях гетерофилы обнаруживаются группами по 3–8 клеток и имеют неправильные отростчатые контуры.

В целом в гетерофильном ряду по мере развития уменьшается базофилия цитоплазмы, исчезая к стадии палочкоядерного нейтрофила, увеличивается ядерно-цитоплазматическое отношение, возрастает способность к изменению формы клетки.

Эозинофильные лейкоциты

Эозинофильный миелоцит [рис. 77 (4)] – клетка размером $12,6 \pm 1,1$ мкм ($n=29$) с ядром овальной или удлинённой формы, хроматин в виде скоплений располагается как в центре, так и по периферии. У зрелых эозинофилов ядро, как правило, не разделено на сегменты, ядерный хроматин в виде скоплений имеет тенденцию к распределению по периферии ядра. Изредка встречаются миелоциты с двух- и трехлопастными ядрами. В цитоплазме иногда встречаются прозрачные вакуоли варьирующего размера. Характерное отличие от других зернистых лейкоцитов у гадюк – неправильная конфигурация гранул: каплевидные, вытянутые и др. [рис. 77 (4.1, 4.2)]. Окраска гранул варьирует от розового до оранжево-коричневого. Специфические гранулы имеют гомогенный матрикс с выраженной осмиофилией. Их размер 2–3 мкм. В гранулах выявляются глубокие инвагинации (Хамидов и др., 1979).

Размер самих зрелых клеток колеблется около $14,3 \pm 0,8$ мкм ($n=55$). М.-С. Saint Girons (1970) без пояснения стадии развития указывает следующие размеры: 18,3 в среднем, размах значений от 15 до 20 мкм. Достаточно редко попадаются клетки эозинофильного ряда с тенденцией к сегментации ядра и с 3–4-лопастными ядрами [рис. 77 (4.2)]. По имеющимся

данным (Martin, 1978; Хамидов и др., 1986) систематизация клеток эозинофильного ряда у рептилий представляется проблематичной. У некоторых видов они вообще не выявляются, у других встречаются в небольших количествах. У видов, в крови которых процент содержания эозинофилов достаточно высок, они представляют собой довольно большие клетки, содержащие гранулы различной формы. Степень грануляции цитоплазмы также варьирует. Ультраструктурно (Хамидов и др., 1979) цитоплазма эозинофильных миелоцитов почти свободна от полисом, рибосомы связаны с мембранами ЭПС, представленной мелким пузырьками, рассеянными по всей цитоплазме. Митохондрии мелкие, имеются в небольшом количестве. Комплекс Гольджи состоит из уплощенных цистерн и пузырьков.

Базофильные лейкоциты

Светооптически базофильные лейкоциты крови гадюк отличаются на всех стадиях от остальных гранулоцитов по характерным базофильным гранулам темно-фиолетового цвета [рис. 75 (J)]. В мазках крови гадюк чаще всего отмечаются базофилы на стадии миелоцита. Достаточно редко отмечаются палочкоядерные базофилы, что хорошо заметно в случае разрушения клетки при приготовлении мазка, когда освободившиеся гранулы позволяют увидеть форму ядра. Относительно других гранулярных лейкоцитов размер клеток этого ряда наименьший: миелоцита $10,7 \pm 0,9$ мкм ($n=53$), зрелого базофила $13,0 \pm 1,1$ мкм ($n=84$). Сравнительные данные М.-С. Saint Girons (1970) без указания стадии: в среднем 11,69, размах – от 8 до 15 мкм. В молодых клетках ряда гранулы обнаруживаются в небольшом количестве [рис. 77 (5)]. По мере созревания их число увеличивается [рис. 77(5.1, 5.2)]. У зрелых форм цитоплазма часто заполняется так, что они полностью закрывают ядро. По сравнению с другими лейкоцитами базофильные имеют более светлые ядра, отчего центральная область ядра выглядит как зона просветления. При световой микроскопии в крови обыкновенной гадюки выделено 3 типа базофильных лейкоцитов: клетки с крупными округлыми гранулами базофильной окраски, клетки с крупными округлыми и более мелкими вытянутыми гранулами базофильной окраски. Третий тип клеток содержит гранулы, по форме и размерам идентичные таковым в первом типе клеток, но часть из них или все гранулы в периметре клетки (что обнаруживается значительно реже) прозрачны. Аналогичное явление наблюдается в базофилах крови, как человека, так и представителей других таксонов (Кудрявцев, Кудрявцева, 1974; Алмазов и др., 1978; Иванова, 1995), что связывается с водорастворимостью содержимого гранул, что и происходит в процессе фиксации и окраски мазка. При ультраструктурных исследованиях в цитоплазме базофильных миелоцитов обнаруживается небольшое количество рибосом. Шероховатый ретикулум представлен мелкими пузырьками и канальцами. Митохондрии немногочисленны, небольших размеров, овальной формы. Комплекс Гольджи расположен в непосредственной близости к ядру, состоит из мелких везикул, цистерн и вакуолей, окружающих центросферу (Хамидов и др., 1979).

В целом базофилы крови рептилий легко отличимы и не имеют существенных различий между видами (Хайрутдинов и др., 2008). При электронной микроскопии выделяют (Хамидов и др., 1978) три типа базофильных миелоцитов, отличающихся в основном структурой гранул. К первой группе можно отнести клетки с осмиофильным матриксом гранул, имеющих неправильную форму. Вторая группа – гранулы с умеренно осмиофильным матриксом небольшого размера и овальной формы, четко контурирующиеся электронной мембраной. Третья группа гранул представлена гранулами овальной формы с гомогенным осмиофильным матриксом. Цитоплазма созревающих базофилов бедна органоидами, митохондрии немногочисленны, комплекс Гольджи и мембраны ЭПС обнаруживаются редко. Структура специфических гранул неоднородная: часть гранул имеет электронно-плотный матрикс, как у эозинофилов, остальные заполнены умеренно-плотным тонкозернистым содержимым.

Завершая рассмотрение гранулярных лейкоцитов, следует отметить наличие в мазках

периферической крови вакуолизированных клеток. Это самые большие форменные элементы ($21,1 \pm 0,8$, $n=75$) с крупными прозрачными вакуолями, плотно заполняющими цитоплазму [рис. 75 (К), 77 (6)]. Появление вакуолей в гранулоцитах обусловлено разрушением гранул в результате собственной активности (фагоцитоз, освобождение содержимого гранул), так и в результате их растворения в процессе приготовления мазка. У части клеток «ажурность» цитоплазмы, вследствие ее содержимого, просматривается частично. У некоторой доли клеток этого типа вакуоли заполняют цитоплазму не полностью. Там, где она свободна, можно наблюдать характерную для того или иного типа гранулоцитов зернистость и определить природу происхождения клетки. В крови гадюк чаще всего в таких участках сохраняется гетеро- и эозинофильная зернистость, реже – базофильная. Ядро у большинства вакуолизированных клеток смещено к цитоплазматической мембране, плотно прилегая к ней. По структуре ядра и характеру распределения хроматина эти клетки близки к зрелым гетерофилам. Л.Д. Житенева (1989) дает характеристику нейтрофилам крови рыб с вакуолизацией цитоплазмы и связывает это с высокой чувствительностью этих лейкоцитов к внутренним изменениям организма, возникающих при токсикозах, инфекционных и паразитарных заболеваниях. В литературе морфологически сходные элементы (скорее всего другого происхождения) среди позвоночных описаны для рыб (Иванова, 1983; Головина, 1996). Здесь они отмечены под названием «клетки с вакуолизированной цитоплазмой» или «пенистые клетки», и высказывается мнение, что они наиболее близки к эозинофилам и соответствуют эозинофилам млекопитающих. В других группах рептилий также описаны клетки идентичной и сходной морфологии (Васильев, 2005; Strik et al., 2007), определенно относимые к гранулоцитам (чаще гетерофилам), а их появление объясняется инфекционными токсикозами и интоксикациями другой природы.

На наш взгляд, наличие вакуолизированных клеток при исследовании оценки состояния змей в естественной среде, и особенно при содержании в неволе, имеет достаточно важное диагностическое значение, что отмечено и в литературе (Васильев, 1999). Нами отмечено увеличение доли этих клеток вдвое у особей *V. berus* с выраженными воспалительными реакциями различной этиологии (Павлов, 1998).

Агранулярные лейкоциты

Моноцитарные клетки периферической крови [рис. 75 (F), 78] У гадюк четко дифференцируются монобласты и моноциты (рис. 78). *Монобласт* сравнительно крупная ($13,8 \pm 1,5$, $n=23$) округлая клетка с ядром неправильной формы. По нежной структуре и наличию ядрышек ядро монобласта близко к строению такового миелобласта. Цитоплазма монобласта окрашивалась базофильно, варьируя в оттенках. Зрелый *моноцит* обладает ядром неправильной (бобовидной или округлой) формы, как правило, расположенным эксцентрично. В целом моноцит представляет собой довольно крупную клетку ($16,6 \pm 1,7$, $n=40$) овальной или неправильной формы. Цитоплазма отличается грубой комковатой структурой, часто с азурофильными гранулами. Цвет ее варьирует от серо-голубого до синего. В кровеносном русле обыкновенной гадюки обнаруживаются клетки с морфологией классически описываемого моноцита. Кроме этого попадают элементы ряд с характерными для моноцитов «петлистым» распределением хроматина в ядре и единичными вакуолями в цитоплазме. Обнаруженные в крови моноцитарные клетки являются промежуточными формами мононуклеарной фагоцитарной системы (Ковальчук, Чередеев, 1991). Содержание моноцитарных клеток в периферической крови невелико и колеблется в пределах 2–10% у разных представителей позвоночных. Развитие происходит через стадии монобласта, промоноцита, завершаясь в крови стадией моноцита, который в дальнейшем мигрирует в ткани. В гемопозитической ткани позвоночных животных выявляются 2 первые стадии моноцитопоза. У рептилий его очаги локализованы в костном мозге и частично в селезенке (Хамидов и др., 1978).

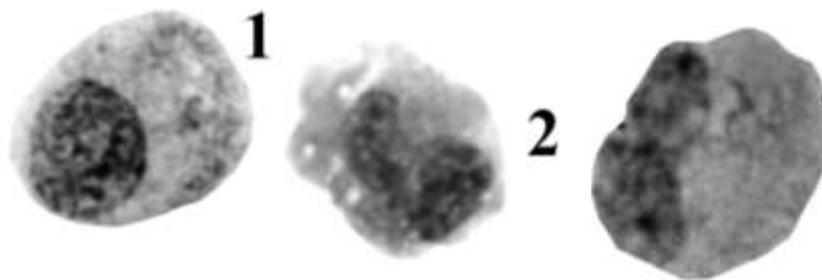


Рис. 78. Моноциты периферической крови:
1 – молодой моноцит, 2 – зрелые клетки

Электронно-микроскопически моноциты разных видов рептилий существенно не отличаются (Хамидов и др., 1978; Muthukkaruppan et al., 1982), при этом в цитоплазме рассеяны митохондрии, имеется короткосегментный шероховатый ЭПР, лизосомы разных размеров и плотности. Содержимое последних значительно варьирует. В крови некоторых видов пресмыкающихся встречаются клетки с полиморфно-ядерным или дольчатым ядром, никогда не переходящим в сегментацию. Межклассовые особенности моноцитов крови рептилий проявляются на гистохимическом уровне (Cooper et al., 1985).

Элементы лимфатического ряда. При световом микроскопировании и ультраструктурно элементы лимфоидного ряда не отличаются от таковых млекопитающих и птиц (Хамидов и др., 1986).

Лимфобласт [рис. 75 (D), 79 (1)] – первая, морфологически идентифицируемая клетка лимфатического ряда. Помимо периферического русла, они выявляются в селезенке и единично в костном мозге. Характеризуются наличием крупного овального или округлого ядра, занимающего около 70–80% площади клетки, широкого ободка цитоплазмы. Степень базофилии последнего равномерно увеличивается от ядра к клеточной мембране. Ядро располагается центрально, либо несколько децентрализовано. Периферический хроматин выражен слабо и конденсируется возле ядерной мембраны. Постоянным структурным компонентом ядра лимфобласта является гипертрофированное ядрышко, четко выделяющееся на общем светлом фоне (рис. 79). Размер $12,8 \pm 1,0$ мкм ($n=24$).

Ультраструктурно (Хамидов и др., 1986) цитоплазма содержит небольшое количество митохондрий, азурофильных гранул и мелкие пузырьки гладкого и шероховатого ретикулома. Комплекс Гольджи отсутствует или развит крайне слабо.

Как в крови отдельных видов класса, так и у других позвоночных животных, также у обыкновенной гадюки в периферической крови обычны *большие* ($14,7 \pm 0,5$, $n=85$), *средние* ($10,4 \pm 0,4$, $n=85$), *малые* ($5,8 \pm 0,4$, $n=100$) *лимфоциты*, дифференцируемые таким образом в основном из-за их размеров [рис. 75 (C, G), 79]. В ядрах больших лимфоцитов можно видеть крупные глыбки хроматина. Цитоплазма серо-голубая. В больших и средних лимфоцитах как ядро, так и цитоплазма окрашиваются менее интенсивно, чем в малых. Среди клеток этого ряда встречаются элементы с эксцентрично расположенным ядром и узким ободком цитоплазмы. Также попадаются голоядерные лимфоциты с едва заметной цитоплазмой или без нее. У части лимфоцитов цитоплазма имеет неровный контур, что обуславливается образованием псевдоподий. Возле ядра у лимфоцитов обычно околядерное пространство или просветление.

Плазматические клетки, являющиеся производными лимфатического ряда (Абрамов, 1985), светооптически полностью соответствует строению плазмоцитов млекопитающих [рис. 79 (2)]: ядро часто расположено эксцентрично, цитоплазма удлинённая, резко базофильная, иногда с фиолетовым оттенком, имеющая отчетливую зону просветления. Размер $12,9 \pm 1,0$ мкм ($n=65$). Клетки такого вида встречаются в мазках

периферической крови и отпечатках селезенки.

В литературе также имеются данные, свидетельствующие о том, что в крови и кроветворных тканях и органах обнаруживается множество переходных форм, по своей структуре заметно отличающихся от зрелых плазматических клеток (Muthukkaruppan et al., 1982). Электронномикроскопически определено, что цитоплазма плазмоцитов заполнена сетью мембран ЭПР, расположенных концентрическими кругами вокруг ядра. В нем довольно редко содержатся секреторные гранулы. В целом ЭПР на разрезе чаще всего выглядит в виде расширенных пузырьков. Овальные митохондрии небольших размеров, концентрируются в непосредственной близости к комплексу Гольджи (Алмазов и др., 1978; Хамидов и др., 1978; Cooper et al., 1985).

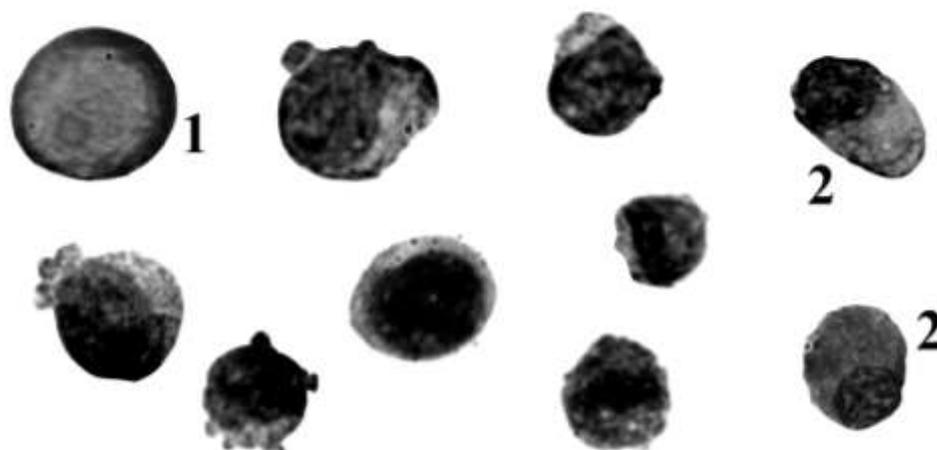


Рис. 79. Лимфоцитарные клетки системы крови гадюк:
1 – лимфобласт, 2 – плазмациты; остальные клетки – малые, большие
средние лимфоциты

Завершая рассмотрение лейкоцитарной подсистемы крови, следует отметить, что обладая кооперативными защитными свойствами, ее составные элементы являются клеточными факторами специфического и неспецифического иммунитета. Тканевые макрофаги (тучные клетки), происходящие от моноцитов периферической крови, принимают участие в реализации программ врожденного и приобретенного иммунитета, обеспечивая их взаимодействие. Менее специфические реакции иммунного ответа выполняют гетерофилы, будучи активированными системой комплемента, глобулиновой фракцией крови и другими агентами иммунной системы. Эти клетки являются основными «исполнителями задач» по уничтожению чужеродных клеток или агрегатов, определяют все основные механизмы воспалительных реакций. Лимфоциты – популяция иммунокомпетентных клеток, определяющая высокую специфичность ответа иммунной системы на чужеродное. Объединяют естественных киллеров, Т- и В-лимфоциты. Их субпопуляции или функционально сходные группы лимфоцитов выявляются и у рептилий. Эозинофилы и базофилы, в строгом смысле, не являются специфическими иммунокомпетентными клетками, тем не менее, обеспечивая защитные функции организма антитоксического характера и циркуляции биологически активных веществ.

Элементы тромбоцитарной системы. Тромбобласты периферической крови обыкновенной гадюки представляют собой клетки с опоясывающей ядро цитоплазмой от светло-серого до светло-голубого, чаще прозрачного цвета. У части клеток этой стадии

проявляется перинуклеарная зона. Контуры цитоплазмы иногда принимают неправильный или рваный вид в результате образования псевдоподий. Образования в виде длинных узких выпячиваний цитоплазмы чаще наблюдается у более продвинутых в развитии тромбобластов. У них хроматин ядра сгущается, становится комковатым. Контуры цитоплазмы приближаются к эллипсоидной. Клетки такого вида у птиц выделяются в стадию протромбоцита (Болотников, Соловьев, 1980). Зрелые *тромбоциты* гадюки сходны с тромбоцитами амфибий и птиц, – представляют собой клетки овально-эллипсоидной формы размером $12,2 \pm 1,5 \times 7,7 \pm 0,8$ мкм ($n=100$). Также встречаются тромбоциты иной конфигурации: яйцевидные, округлые, односторонне вытянутого эллипса и другие его производные. Кроме этого, попадаются классические веретеновидные тромбоциты с проявлением цитоплазмы на полюсах клетки. Цитоплазма, в зависимости от степени окрашивания, светло-серая или полностью прозрачная [рис. 75 (L), 80]. Ядро овальной формы или более округлое, расположено в самом широком месте, совпадая или слегка отклоняясь (что сразу обращает на себя внимание) от оси клетки.

Для одиночных клеток в мазках крови характерна овально-эллипсоидная или яйцевидная конфигурация (на рис. 80 – две клетки в левом нижнем углу и нижняя клетка по центру). Веретеновидные тромбоциты (на рис. 80 – верхняя клетка по центру) отмечаются достаточно редко. Следует отметить, что при изготовлении препаратов, особенно без использования антикоагулянтов, обычны агрегации тромбоцитов, в которых можно наблюдать все их возможные формы, возникающие в этом случае, и в том числе с псевдоподиями (на рис. 80 – клетки в левом верхнем углу и две клетки по правому краю).

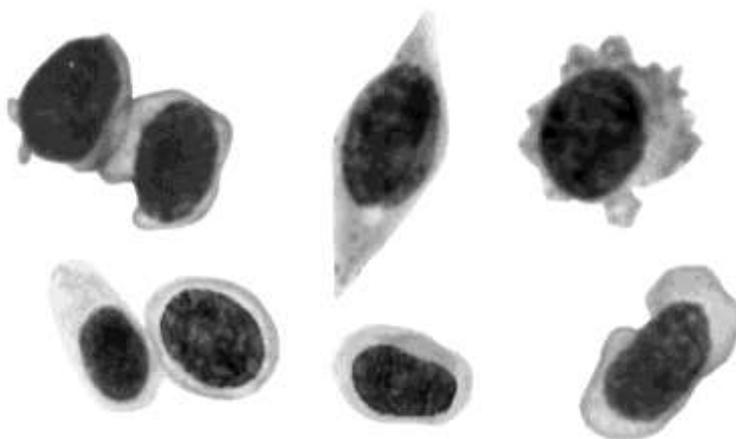


Рис. 80. Различные типы тромбоцитарных клеток крови гадюк

При приготовлении препаратов у части тромбоцитов цитоплазма разрушается. В мазках крови попадают одиночные клетки, но более обычны их группировки от 2-х до 7–10 штук. Как правило, в их многочисленных собраниях они плотно склеиваются, а в группировках из 3–4 тромбоцитов лежат свободно. Последнее связано с методикой взятия крови и техникой приготовления мазка, но определенно существует вероятность, что это зависит от общего состояния организма животного.

Резюмируя рассмотрение элементов крови, циркулирующих в сосудистом русле гадюк, можно констатировать, что в состав красной части периферической крови входят нормобласты, полихроматофильные и оксифильные нормоциты, а также в норме присутствуют эритробласты и, гораздо реже, проэритробласты. Кроме этого, следует выделить регулярно отмечаемые и отличные по морфологии от вышеназванных клеток – випроциты.

Гранулацитарный росток представлен тремя рядами, и в сосудистом русле выявляются все элементы от миелобластов до зрелых клеток. Наиболее вариабельна группа

гетерофильных лейкоцитов, объединяющих клетки с нейтрофильной и азурофильной зернистостью на всех стадиях от миелоцита до сегментоядерного гетерофила. Эозинофильный ряд представлен только миелоцитами. Базофилы присутствуют на стадии миелоцита и, редко, достигают палочкоядерной стадии. Из гранулоцитов неясной природы следует отметить вакуолизированные клетки.

Состав агранулоцитов обычен для большинства позвоночных и включает типичные моноциты и лимфоциты, морфологически классифицируемые согласно размеру. В периферическом русле также обнаруживаются лимфобласты.

Тромбоцитарная часть крови представлена клетками, типичными для представителей 5 (включая остальных рептилий) из 6 классов позвоночных.

Количественные показатели периферической крови

По литературным данным (Давлятов, Махмудов, 1985; Махмудов, 1989), у пресмыкающихся отмечены различия по гематологическим показателям на межпопуляционном уровне, что связано с географическим распределением видов на протяжении ареалов, а также варьирует в зависимости от статуса змей (возраст, пол, сексуальное состояние). Вероятно, с этим и связаны различия по ряду основных количественных показателей в имеющихся публикациях (Болотников и др., 1978; Павлов, 1998; Ярофке, Ланде, 1999; Воробьева, 2007; Ганцук и др., 2008).

Наиболее широкие пределы содержания эритроцитов для обыкновенной гадюки приводятся в издании «Рептилии. Болезни и лечение» (Ярофке, Ланде, 1999) – $0,615-1,233 \times 10^9/\text{л}$. По-видимому, указанные границы связаны с содержанием вида в искусственных условиях; однако, эти лимиты в основном охватывают значения показателя с территории Поволжья (табл. 1) и данные И.А. Болотникова с соавторами (1978) из популяций Ленинградской области, где содержание эритроцитов значительно варьирует, составляя в среднем $904,0 \pm 79,2$ тыс. Они же отмечают, что у самок содержание эритроцитов несколько больше чем у самцов, в противовес результатам с территории Пермского края.

Содержание гемоглобина также варьирует, колеблясь от $6,1 \pm 0,39$ г% на северо-востоке Волжско-Камского края (Воробьева, 2007) до $10,5 \pm 0,5$ г% (Ленинградская обл.). Скорость оседания эритроцитов составляет 3–4 мм/час, а цветной показатель – $0,8 \pm 0,09$ (Болотников и др., 1978).

Таблица 54

Количественные показатели периферической крови обыкновенной гадюки в естественных условиях

Показатель	Республика Татарстан (Павлов, 1998)				Пермский край (Ганцук и др., 2008)		
	тыс./мкл, n=15		n=15		все особи, n=32	самки, n=15	самцы, n=17
	min-max	M±m	min-max	M±m	M±m	M±m	M±m
эритроциты, тыс./мкл	581,56–802,80	702,21±36,99	–	–	710±90	600±30	700±90
гемоглобин, г %	–	–	–	–	7,20±0,81	6,56±1,24	6,80±0,46
лейкоциты, тыс./мкл	3,83–32,54	14,26±4,11	–	–	10,18±1,79	10,50±1,50	15,00±3,16
тромбоциты, тыс./мкл	1,02–22,64	10,66±3,42	Лейкоцитарная формула, %				
гетерофилы (нейтр. тип)	0,17–0,74	0,45±0,09	1–15	6,5±1,0	5,03±0,14	7,41±0,40	3,07±0,11
гетерофилы (азур. тип)	0–1,65	0,30±0,12	0–10	1,8±1,6			
эозинофилы	0,04–0,62	0,39±0,08	1–7	3,3±0,8	10,27±0,35	11,06±1,05	8,84±0,48
базофилы	0,33–4,56	1,62±0,67	2–15	12,0±1,8	4,71±0,14	3,53±0,14	6,07±0,36
вакуолизир. клетки	0–0,86	0,39±0,14	0–9	3,7±0,4			
моноциты	0–0,33	0,09±0,01	0–2	0,7±0,	36,03±0,57	35,20±1,49	35,11±0,91
лимфоциты	2,33–24,08	10,35±2,19	62–83	69,7±3,7	45,57±0,56	43,60±1,42	49,00±0,90
плазматические клетки	0,04–1,07	0,30±0,15	0,5–8	2,5±0,7	–	–	–

Количество лейкоцитов, указываемое в вышеприведенных публикациях, достаточно сильно разнится, составляя (21,3±4,6 тыс.) наиболее высокие значения для змей Ленинградской области (Болотников и др., 1978). Абсолютные показатели различных групп лейкоцитарной части крови приводятся для популяций Татарстана (Павлов, 1998), изученных нами в середине сезона активности (июль-начало августа). В целом, учитывая высокую лабильность состава периферической крови, можно говорить о сходстве данных с центральной и северо-восточной частями Волжско-Камского края (табл. 54). Отмечаемая разница с одной стороны, вероятно, связана с межсезонными различиями и географическими вариациями показателей. С другой, – имеющиеся отличия объяснимы «разночтением» морфологического состава белой крови. Так нами выделяются гетерофилы 2-х типов (см. выше) и вакуолизированные клетки из-за смешанного происхождения последних; кроме этого, в малых количествах выявлены плазматические клетки и в еще меньших – моноциты. Данные с территории Пермского края демонстрируют весьма высокое (более 35%) содержание последних, что маловероятно. У рептилий и, в частности, у змей содержание моноцитов не превышает 10–12 % и отмечается у особей с выраженными гнойными процессами и инфекционными заболеваниями (Sypek, Borysenko, 1988, цит. по Strik et al., 2007; Васильев, 2005; Mader, 2006).

Тем не менее, суммируя всю информацию можно говорить о лимфоцитарно-гранулоцитарном составе периферической крови обыкновенной гадюки с преобладанием (40–70 %) лимфоцитов и достаточной долей (18–26 %) гранулоцитов.

Касаясь различий между черной и светлой морфой обыкновенной гадюки интересно наблюдение из одного и того же географического региона (Воробьева, 2007), дающее основание предполагать повышенное содержание лимфоцитов у меланистов, по сравнению с криптически окрашенными гадюками, и объяснимо только с точки зрения различия эколого-физиологических адаптаций.

Таблица 55

Показатели периферической крови степной гадюки

Показатель	Астраханская область (Ганщук и др., 2008)			Оренбургская обл. (Воробьева, 2007)
	все особи (n=32)	самки (n=13)	самцы (n=19)	все особи (n=6)
эритроциты, млн.	1,70±0,01	1,80±0,03	1,70±0,03	–
лейкоциты, тыс.	4,50±0,05	5,00±0,11	4,20±0,12	–
гемоглобин, г %	7,44±0,04	7,90±0,11	7,20±0,10	–
Лейкоцитарная формула, %				
лимфоциты	60,50±0,32	66,00±0,74	57,80±0,73	47,0±0,74
моноциты	32,20±0,36	27,90±0,82	35,60±0,80	5,0±0,09
базофилы	3,90±0,05	3,22±0,14	3,30±0,11	14,0±0,33
гетерофилы	4,03±0,05	2,16±0,12	3,12±0,013	23,0±0,34
эозинофилы	4,03±0,08	3,00±0,28	4,21±0,14	11,0±0,10

В отличие от обыкновенной у степной гадюки количество эритроцитов на порядок выше при примерно сходном у обоих видов содержании гемоглобина (табл. 55). В целом по имеющимся немногочисленным данным состав периферической крови у степной гадюки также имеет лимфоцитарно-гранулоцитарный профиль с долей лимфоцитов в пределах 47–66% и весьма большим содержанием (до 47% в Оренбургской обл.) гранулоцитов. Указываемую долю моноцитов очевидно нужно квалифицировать как моноцитоз, либо признать ошибочным определение этих агранулоцитов.

Содержание лейкоцитов у степной гадюки по сравнению с обыкновенной в 2–3 раза ниже. Однако, как указывают авторы (Ганщук и др., 2008), сбор проб крови у *V. berus* из северо-восточных районов Поволжья и у *V. renardi* из Астраханской области проведен в одно

и то же время – в апреле-мае. Исходя из этого, сравниваемые параметры, скорее всего, относятся к различным периодам физиологической активности. Другими словами, в этом случае сложно выделить климатическую и связанную с различием экологии видов составляющие.

Сравнительные данные по процентному составу лейкоцитов *V. renardi* из южной и юго-восточной частей Поволжья, приведенные в табл. 55, значительно различаются по содержанию элементов гранулярного ростка и доле моноцитов. На сегодняшний день дать однозначную оценку этого не представляется возможным в силу географической отдаленности, а также разных периодов сбора (апрель-май – Астраханская обл., начало июля – Оренбургская обл.). Кроме этого, следует учитывать возможные погрешности, связанные с интерпретацией морфологии отдельных рядов лейкоцитов.

В литературе (Воробьева, 2007; Ганцук и др., 2008) имеются неоднозначные данные по различию в составе лейкоцитов у полов обоих видов, в основном свидетельствующие о преобладании большинства типов клеточных элементов у самок.

Заключая раздел, отметим, что вопросы количественного состава крови гадюк требуют дальнейшего детального исследования. Наиболее сложными в этом отношении представляются данные по характеристике наиболее реактивной части белой крови – содержанию лейкоцитов и исследованию геммограмм змей. При изучении гематологических показателей решение проблем по выявлению и подсчету клеточного состава требует расширения арсенала традиционных подходов. С одной стороны, необходимо использование цитохимических методик, позволяющих выявлять специфические сигнальные компоненты клеток как в ряде исследований (например: Saxton-Martins, 1977; Montali, 1988), с другой, – повышение достоверности оценки, путем увеличения количества проб от одной особи, выборок – как клеток в мазке (до 300 лейкоцитов), так и выборок змей с различным физиологическим статусом. Помимо таких параметров, как возраст, пол, общее состояние (размер, вес, активность, пищевой статус) и специфических параметров состояния здоровья (Кудрявцев, Кудрявцева, 1974; Ярофке, Ланде, 1999; Васильев, 2005) экологическая интерпретация гемограмм требует обязательного учета пространственно-временных биотопических и, даже, микробиотопических условий местообитаний. Сдвиги и изменения параметров крови являются отражением тонкой сопряженности организма животных и их систем, обеспечивающих поддержание метаболического гомеостаза в меняющихся условиях среды.

Изменение кроветворения под действием сезонных факторов

Отличительной чертой кроветворения рептилий является цикличность процессов, связанных с созреванием, стимуляцией и выходом форменных элементов в сосудистое русло. Как правило, наиболее активный гемопоэз у рептилий происходит в весенне-летний период. Зимой, во время спячки, все процессы находятся на низком уровне (Зинченко, 1975; Зинякова, 1985). Наиболее выражены сезонные сдвиги со стороны молодых элементов красной крови. Самый низкий уровень эритропоэза отмечается у многих видов рептилий в период зимней спячки: число эритробластов и нормобластов в очагах эритропоэза снижается в несколько раз, иногда не обнаруживая себя совсем. Митотическая активность эритроидных элементов в этот период заметно снижается. В периферической крови количество эритроцитов может уменьшаться более чем на десяток процентов, что является большой величиной, учитывая длительный срок жизни эритроцитов у рептилий в сосудистом русле. К концу зимней спячки заметно снижается содержание гемоглобина, что, возможно, связано с нарушением синтеза гемоглобина при низких температурах (Ашкинази, 1979). Весной, с пробуждением от спячки, в костном мозге увеличивается количество гемоцитобластов, эритро- и нормобластов, возрастает митотическая активность клеток эритроидного ряда. Обращает на себя внимание тот факт, что в весенний период эритропоэз не ограничивается рамками обособленных органов кроветворения, а распространяется на все кровеносное

сосудистое русло. В это время в периферической крови встречаются эритро-, нормобласты, достигая 2-3%. У большинства видов рептилий активный эритропоэз длится всю весну и лето, затухая к зиме (Хамидов и др., 1978). У *V. berus* «легкое» угасание эритропоэза отмечается (Воробьева, 2007) уже в летний период по сравнению с весенним (табл. 56).

Лейкопоэз, в отличие от эритропоэза, осуществляется и в зимний период. В это время в костном мозге и селезенке выявляются гранулоциты всех степеней зрелости. Однако, интенсивность лейкопоэза во время зимней спячки у всех рептилий снижена, о чем свидетельствует уменьшение в костном мозге количества молодых клеток типа миелобластов, промиелоцитов и миелоцитов. Весной, с общей активацией гемопоэза, увеличивается количество гемоцитобластов, активизируются процессы миелопоэза. Также возрастает содержание молодых и зрелых плазматических клеток, что указывает на рост процессов иммуногенеза. Весной нарастает процент лимфоцитов, гетерофилов, базофилов, эозинофилов и моноцитов. Лето – время активного лейкопоэза с преобладанием тех или иных элементов миело- или лимфопоэза в зависимости от особенностей биологии кроветворения у отдельных видов рептилий. Осенью, в период, предшествующий зимней спячке, увеличивается процент миелобластов, промиелоцитов.

Для обыкновенной гадюки во временной цепочке «весна – лето – осень» прослеживается следующая тенденция изменения лейкоцитарного профиля (Воробьева, 2007): от весны к лету возрастает удельная доля моноцитов и снижается процент гетеро- и эозинофильных гранулоцитов; к осеннему периоду происходит уменьшение доли лимфоцитов в миелограммах и увеличение в порядке возрастания процента участия – моноцитов, базофилов и эозинофилов (табл. 56).

Таблица 56

Сезонные показатели периферической крови обыкновенной гадюки из популяций Пермского края (Воробьева, 2007)

Показатель		Весна (n=27)	Лето (n=47)	Осень (n=6)
эритроциты, млн.		1,1±0,03	0,8±0,10	0,7±0,01
гемоглобин, г%		5,6±0,52	7,1±0,88	6,7±0,36
лейкоциты, тыс.		12,2±1,32	9,5±1,67	13,8±2,56
лейкоцитарная формула, %	лимфоциты	46,4±3,15	47,5±2,50	37,7±5,28
	моноциты	5,5±0,50	22,9±2,78	49,8±4,09
	базофилы	14,8±1,95	13,5±1,38	3,0±0,25
	гетерофилы	19,2±1,72	8,3±0,76	1,5±0,12
	эозинофилы	17,1±2,70	8,4±1,58	11,0±4,62

Гемопоэз и кроветворные органы и ткани

Процесс кроветворения в целом у представителей класса рептилий носит диффузный характер, в то же время хорошо заметна тенденция к дифференциации и разделению ростков гемопоэза; по локализации – является селезеночно-костномозговым, но также активно совершается в сосудистом русле (Коржуев и др., 1957; Andrew, 1965; Зинченко, 1975; Хамидов и др., 1978; Sano-Martins et al., 2002; Dabrowski et al., 2007).

Основным местом эритро-, тромбо-, гранулопоэза является красный костный мозг. Костный мозг рептилий, представляя следующий этап в эволюции наземных позвоночных, более обособлен, что выражается в более совершенной, чем у земноводных структуре стромы и формировании в ней устойчивых образований с новыми формами взаимодействия между стромальными и гемопоэтическими клетками, но в отличие от млекопитающих, у пресмыкающихся отсутствует выраженная специализация гемопоэтических островков и менее дифференцированы механизмы выхода в сосудистое русло завершающих развитие клеток крови (Sano-Martins et al., 2002; Грушко, 2009; Скрипченко, 2009).

У представителей класса рептилий, не имеющих конечностей, костный мозг сосредоточен в телах позвонков и некоторых губчатых костях черепа. Последние

исследования (Sano-Martins et al., 2002; Dabrowski et al., 2007) видов, представляющих сем. ложноногих, ужеобразных, и гадюковых змей, говорят о том, что гемопоэтическая функция тел позвонков различных частей позвоночного столба выражена в разной степени: в меньшей степени в передних отделах (условно грудной, брюшной и др.), в большей – в каудальном отделе. Активный гемопоэз отмечается в телах реберных костей. Костный мозг рептилий имеет сходство с таковым млекопитающих: состоит из ретикулярной ткани, пронизанной множеством кровеносных сосудов и синусоидных капилляров.

Второй основной гемопоэтический орган рептилий – селезенка. Является типичным лимфоидным органом дольчатого строения. Белая пульпа селезенки располагается вокруг артерий и состоит из лимфоидной ткани. Красная пульпа пронизана мельчайшими сосудами, которые расширяясь, образуют венозные синусы. Мышечный аппарат селезенки пронизывает всю пульпу и входит в состав трабекул.

Лимфоидная ткань присутствует в печени, почках, желудочно-кишечном тракте, поджелудочной железе, гонадах. В кишечном тракте основные очаги лимфоидной ткани, представляющие собой небольшие агрегации, расположенные в просвете кишечника или в подслизистой оболочке, встречаются, главным образом в нижней части тонкой кишки, в месте ее соединения со слепой кишкой, толстой кишке и клоаке (Купер, 1980; Solas, Zapata, 1980). Филогенетически все эти образования являются предшественниками лимфоидных органов кишечника птиц и млекопитающих (пейеровы бляшки, лимфатические узлы аппендикса). Лимфатические синусы окружают аорту, полую и внутреннюю яремную вены.

Эритро- и лимфопоэз, возможно, связаны с деятельностью печени, поскольку в ней у рептилий обнаружены миелоидные очаги (Andrew, 1965; Хамидов и др., 1986). По другим данным у змей гемопоэтическая активность печени, а также почек, не проявляется (Dabrowski et al., 2007). Имеется мнение (табл. 57), что у них главную гемопоэтическую функцию выполняет селезенка, где осуществляется эритро-, тромбо-, лимфо- и моноцитопоэз, а костный мозг выполняет только гранулопоэтическую функцию (Акилов, 1975; Хамидов и др., 1986).

Основываясь на препаратах отпечатков органов, у гадюк помимо костного мозга, селезенки и тимуса, кроветворные функции сохраняются и в передней доле печени. Следует обратить внимание на роль и взаимоотношение белой части крови рептилий, состоящей, как и у других позвоночных из иммунокомпетентных клеток. Органы, в которых они берут начало, созревают и завершают развитие, являются одновременно и частью иммунной и ретикулоэндотелиальной систем. К ним относятся все лимфоидные образования и ткани: костный мозг, тимус, и даже легкие, печень и микроглия нервной системы.

Не указанный выше тимус является лимфоидным органом, где часть лимфоцитов получает «воспитание» (Купер, 1980), дифференцируясь в иммунологически определяемую группу Т-клеток. Тимус обнаружен у большинства видов пресмыкающихся, у гадюк он расположен чуть впереди сердца, вплотную примыкая к стенкам полых вен.

Выработка антител происходит в летний период, зимой этого выявить не удастся. И.А. Болотников с соавторами (1978) в крови обыкновенной гадюки выделяют предальбуминовую, мощную альбуминовую и незначительную постальбуминовую фракции, а также бета- (с содержанием Ig A и Ig M) и гамма-глобулины (с содержанием Ig M). По их же данным общий белок сыворотки крови составляет $4,85 \pm 0,5$ %, альбуминов – $46,1 \pm 1,6$, альфа-глобулинов – $26,1 \pm 2,1$, бета-глобулинов – $13,2 \pm 1,0$, гамма-глобулинов – $14,6 \pm 1,8$ (Ig M) %. Общее содержание глюкозы – $2,4 \pm 0,29$ ммоль/л (Воробьева, 2007).

Таблица 57

Кроветворение у отдельных видов змей (Хамидов и др., 1986)

Виды	Костный мозг	Селезенка	Печень	Почка	Кишечник
<u>Эритропоэз</u>					
среднеазиатская гюрза	+++	—	+++	—	—
полоз	+++	—	+++	—	—
удав восточный	+++	—	++	—	—
стрела-змея	+++	—	++	—	—
водяной уж	+++	—	+++	—	—
<u>Гранулопоэз</u>					
среднеазиатская гюрза	+	++	+	—	—
полоз	+	++	+	—	—
удав восточный	+	+++	+	—	—
стрела-змея	+	++	+	—	—
водяной уж	+	+++	+	—	—
<u>Лимфопоэз</u>					
среднеазиатская гюрза	++	+++	+	+	+
полоз	++	++	+	+	++
удав восточный	++	+++	+	+	++
стрела-змея	++	++	+	+	++
водяной уж	++	+++	+	+	++
<u>Моноцитопоэз</u>					
среднеазиатская гюрза	+	++	+		—
полоз	++	+++	+	—	—
удав восточный	++	+++	+	—	—
стрела-змея	+	++	+	—	—
водяной уж	+	++	+	—	—

Таким образом, у рептилий гемопоэз в широком смысле и реализация функций крови как системы связаны с костным мозгом, селезенкой, тимусом и лимфомиелоидными тканями и диффузными образованиями кишечника, печенью и почками. Ввиду разнообразия уникальной судьбы различных групп пресмыкающихся, в пределах класса существуют самостоятельные черты систем гемопоэза, связанные также с условиями среды обитания. У змей костномозговое кроветворение обусловлено спецификой их скелетной структуры с локализацией в телах позвонков и ребрах, и, имеет свои особенности. В целом для них, как и для остальных рептилий, наблюдается интеграция органов кроветворения с сохранением диффузного характера и, вместе с тем, автономизацией лимфоидной и миелоидной частей гемопоэза.

Глава 5 ТОКСИНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЯДОВИТОГО СЕКРЕТА ГАДЮК

5.1. ВИДОВЫЕ, РАЗМЕРНЫЕ, ПОЛОВЫЕ И СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЯДОУДАЧИ ГАДЮК

Обыкновенная *Vipera berus* и восточная степная *Vipera renardi* гадюки в течение всей жизни продуцируют ядовитый секрет, который является ценным фармацевтическим сырьем и используется при изготовлении лекарственных препаратов. Например, яд обыкновенной гадюки на фармацевтических предприятиях бывшего СССР применялся при изготовлении лекарственных препаратов «Випросал В», «Випраксин», а в настоящее время используется и в производстве противоядной сыворотки «Антигадюка», мазей «Випробел», «Нижвисал В», «Алвипсал», гелевого препарата «Випразан». Яд степной гадюки ранее использовался при изготовлении препарата «Випратокс» – смеси сухого яда степной и обыкновенной гадюк. Именно по этой причине обитающих в Волжском бассейне гадюк можно считать хозяйственно ценными видами, продуцентами уникальных биологически активных веществ, находящих применение в фармацевтике, биологии и медицине.

Для получения змеиного яда в промышленных масштабах гадюк отлавливали в естественных местах обитания и содержали в серпентариях или в змеепитомниках, где у них регулярно отбирали ядовитый секрет. Условия содержания и эксплуатации животных-доноров в условиях серпентариев и змеепитомников далеки от оптимальных, о чем, в частности, говорят короткие сроки жизни ядовитых змей. Восполнение поголовья ядовитых змей происходило за счет дополнительного изъятия из природных популяций. В настоящее время проблемы охраны и рационального использования гадюк становятся все более актуальными, и в связи с этим возникает необходимость исследования причин и факторов, влияющих на ядопродуктивность гадюк – как в природных популяциях, так и в условиях искусственного содержания.

Сразу оговоримся, что в последующем речь пойдет не о ядопродуктивности гадюк, а о количестве сухого остатка ядовитого секрета, полученного за одно ядовзятие от одной гадюки, т.е. о разовой индивидуальной ядоудаче, выраженной в мг сухого вещества. Ядопродуктивность – это показатель продуцирования ядовитого секрета гадюкой за единицу времени, который напрямую зависит от размера ядовитой железы, возраста, размера, физиологического состояния змеи, частоты ядовзятий и кормлений и др. На наш взгляд, разовая индивидуальная ядоудача у гадюк опосредованным образом может отражать индивидуальную ядопродуктивность особи. Скорее всего, за одно ядовзятие весь запас ядовитого секрета в железах получить невозможно, т.к. при ядоудаче огромное значение приобретает субъективный фактор – умение и опыт специалиста, занимающегося отбором ядовитого секрета у ядовитой змеи. Методика и техника ядоудачи у гадюк в лаборатории за эти годы не изменялась, поэтому мы считаем возможным сравнение результатов ядоудачи, полученных в разные годы. Яд собирали в лаборатории механическим способом, массируя пальцами ядовитые железы, в стеклянные чашки Петри (рис. 81). Полученный ядовитый секрет высушивали 12–14 дней в эксикаторе над хлористым кальцием и хранили в темноте при температуре 5–7°C.



Рис. 81. Процесс ядовзятия («дойки») у обыкновенной гадюки

Как показали наши многолетние наблюдения, на величину ядоотдачи гадюк оказывает влияние видовая и половая принадлежность особей, их размеры, масса, а также географическое расположение мест обитания гадюк и время отбора яда. Ниже более подробно рассмотрены все эти перечисленные факторы.

Межвидовые различия. Прежде всего, мы проанализировали межвидовые различия в ядоотдаче обыкновенной и восточной степной гадюк, широко распространенных в Поволжье (табл. 58). Гадюк отлавливали в тех местах обитания, где мы отмечали высокую локальную плотность змей в весенний период. Отловленных в природных популяциях гадюк доставляли в лабораторию, где после 5–8 дней содержания в условиях террариума у них отбирали ядовитый секрет. Дело в том, что во время отлова некоторые особи теряют яд, кусая крючки, которыми их фиксируют змееловы, и окружающие предметы. Поэтому для восполнения запасов секрета гадюк приходится передерживать в террариуме несколько дней до ядоотбора. Естественный укус или искусственное получение яда стимулирует деятельность железы, достигающей своего максимума через 7–8 дней (Орлов и др., 1990).

Таблица 58

Средние размеры гадюк и их средняя ядоотдача

Вид	n	Ядоотдача, мг		t_{ϕ}	P	L.+L.cd., мм		t_{ϕ}	P
		min–max	$M \pm m$			lim	min–max		
<i>V. berus</i>	88	1,0–24,0	11,0±0,56	7,01	<0,001	297–764	636±8,5	8,19	<0,001
<i>V. renardi</i>	42	0,1–58,0	22,6±2,11			194–654	458±27,7		

Соответствие выборок параметрам нормального распределения позволило нам сравнить выборочные средние с помощью t -критерия Стьюдента. Оказалось, что, несмотря на меньшие размеры тела, гадюки Ренара в среднем давали больше ядовитого секрета в пересчете на одну особь, чем более крупные экземпляры обыкновенной гадюки. Этот факт подтверждают и наши коллеги, занимающиеся аналогичными исследованиями (В.Г. Старков, личное сообщение). Выявленные видовые различия в ядоотдаче являются статистически значимыми и для самцов ($t_{\phi}=6,747$, $P<0,001$), и для самок ($t_{\phi}=5,601$, $P<0,001$) (табл. 59). Скорее всего, наблюдаемая величина ядоотдачи является видовым признаком, обусловленным размерами ядовитой железы и (или) скоростью секреции ядовитого секрета. За последние годы исследований мы отметили следующие максимальные значения выхода

яда: от обыкновенной гадюки было получено 24 мг сухого яда за одно ядовзятие, от гадюки Ренара – 58 мг. Но значения ядоотдачи этих видов гадюк не идут ни в какое сравнение с выходом яда у среднеазиатской гюрзы *Macrovipera lebetina*, от крупных экземпляров которой нам удавалось получать до 240 мг сухого яда при их длительном содержании в неволе (Бакиев и др., 2000).

Половые различия в ядоотдаче. В табл. 59 приведены данные по ядоотдаче самцов и самок двух видов гадюк. Из представленных результатов видно, что статистически значимые половые различия в ядоотдаче отмечены у обоих видов гадюк – от самок удается получить большее количество ядовитого секрета. На наш взгляд, эти различия обусловлены, прежде всего, разными средними размерами самок и самцов. Как правило, у обыкновенной и степной гадюк в одновозрастной группе самки крупнее самцов, что и определяет наблюдаемые половые различия в ядоотдаче. Значительная разница выхода яда у самцов и самок была отмечена также для особей зеленого гремучника *Crotalus viridis* (Glenn, Straight, 1977).

Таблица 59

Различия в ядоотдаче между самцами и самками двух видов гадюк

Вид	Пол	n	Ядоотдача, мг		t _φ	P
			min–max	M±m		
<i>V. berus</i>	♂♂	42	1,0–22,0	8,3±0,72	4,886	<0,001
	♀♀	46	5,0–24,0	13,1±0,67		
<i>V. renardi</i>	♂♂	22	0,1–41,0	18,2±2,03	2,991	<0,05
	♀♀	16	0,6–58,0	30,7±4,04		

Чтобы ответить на вопрос о половых различиях в ядоотдаче, мы сравнили ядоотдачу самцов и самок гадюк внутри одинаковой размерной группы. Для обыкновенных гадюк наиболее репрезентативной оказалась группа с общей длиной тела 600–700 мм, а для гадюк Ренара – 400–600 мм. Для корректности приведены результаты ядоотдачи обыкновенных гадюк в майской выборке, чтобы исключить возможное влияние фактора сезонной изменчивости ядоотдачи (табл. 60).

Таблица 60

Ядоотдача самцов и самок гадюк одинаковых размеров

Вид	Размеры (L.+L.cd.), мм	Пол	n	Ядоотдача, мг	
				min–max	M±m
<i>V. berus</i> (май 2014 г)	600–700	♂♂	6	7,0–18,0	11,3±1,54
		♀♀	11	8,0–20,0	15,2±1,28
<i>V. renardi</i> (май 2014 г)	400–600	♂♂	4	18,0–31,0	25,3±3,38
		♀♀	6	24,0–48,0	34,7±3,57

Представленные выборки данных оказались малочисленными и не удовлетворяли критериям нормального распределения, поэтому сравнение значений ядоотдачи самцов и самок провели с помощью непараметрического критерия Манна-Уитни, реализованного в программе PAST 2.04. Оказалось, что половые различия в ядоотдаче у обыкновенной (U=16,5, P=0,1015) и восточной степной (U=5,0, P=0,1762) гадюк статистически незначимы, т.е. различия в ядоотдаче самцов и самок одинаковых размеров, пойманных в одно и то же время, в одном и том же месте, у обоих видов гадюк на имеющемся материале не выявлены. Аналогичные результаты ранее были получены на трех видах гадюк из Ирана (*Vipera lebetina*, *V. xanthina*, *V. latifii*) – выход яда у одноразмерных самцов и самок не отличался (Latifi, 1984). Скорее всего, в природных популяциях самцы и самки с одинаковыми размерами тела продуцируют примерно одинаковое количество ядовитого секрета.

Зависимость ядоотдачи от размера тела. Исследованию зависимости ядоотдачи от линейных размеров гадюк мы уделили более пристальное внимание. Более крупные по размерам особи обыкновенной гадюки продуцируют большее количество ядовитого секрета

(Бакиев и др., 1995). С увеличением размеров тела у гадюк увеличиваются и их ядовитые железы. Таким образом, линейные размеры гадюк опосредованным образом отражают размеры ядовитых желез и, соответственно, их ядопродуктивность. Полученные результаты позволили нам сделать три важных, с точки зрения практики, вывода. Во-первых, эти данные обосновывают экономическую целесообразность увеличения размера змей, эксплуатируемых для промышленных целей: небольшое количество крупных особей, при практикующихся методах содержания обыкновенной гадюки в серпентарии, дает столько же яда, сколько и многочисленное поголовье мелких экземпляров. Во-вторых, очевидна целесообразность увеличения минимальных размеров заготавливаемых для производственной эксплуатации гадюк до 55–60 см. Почти все достигшие этих размеров самки успевают принести потомство в природе. Согласно требованиям технических условий (Яды змеиные..., 1977) ядовитый секрет должен браться у обыкновенных гадюк размером не менее 50 см. Увеличение минимального размера отлавливаемых для серпентариев змей позволит не только повысить индивидуальную ядопродуктивность эксплуатируемых животных, но и снизить нагрузку на облавливаемые популяции (Бакиев, Маленев, 1999).

Характер зависимости разовой индивидуальной ядоотдачи от размеров особей у двух видов гадюк приведен на рис. 82.

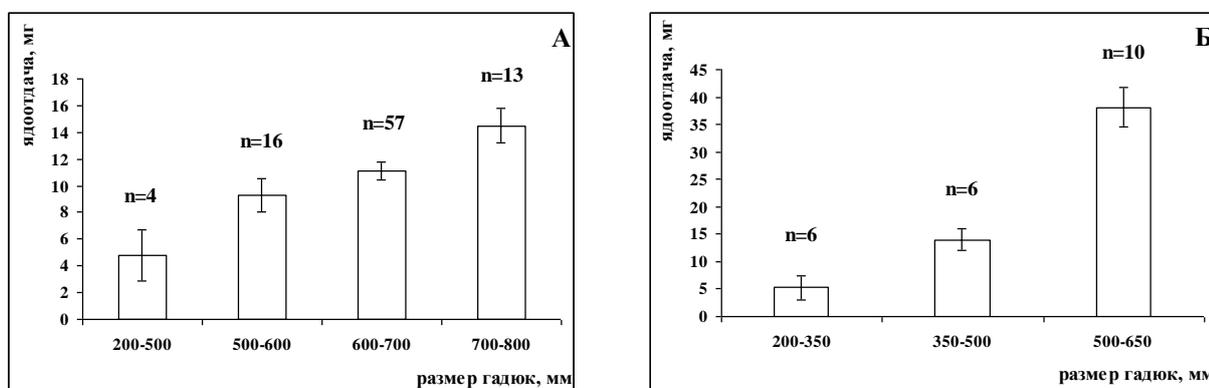


Рис. 82. Ядоотдача гадюк разных размерных групп
(А – обыкновенная гадюка, Б – гадюка Ренара, n – количество змей в группе)

У обоих видов гадюк мы выявили сходный характер зависимости индивидуальной ядоотдачи от общей длины тела – с увеличением размеров тела выход яда увеличивается. Наличие в выборке гадюк Ренара мелко- и среднеразмерных особей позволило построить непрерывную кривую зависимости ядоотдачи от размеров тела, имеющую нелинейный характер (рис. 83А). Аналогичные результаты были получены и другими исследователями при анализе зависимости выхода сухого яда *Boiga irregularis* от длины тела особей (Mackessy et al., 2006) (рис. 83Б).

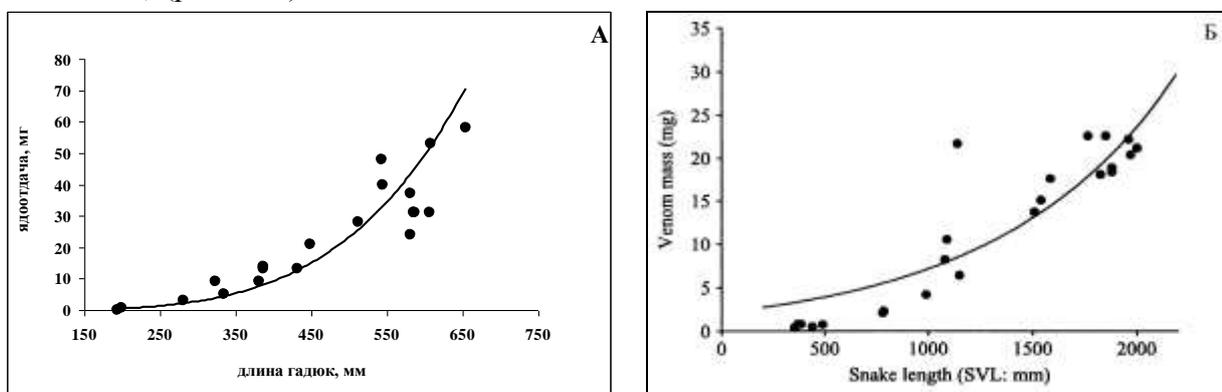


Рис. 83. Зависимость индивидуальной ядоотдачи от размеров тела змей:
А – *Vipera renardi* (наши данные), Б – *Boiga irregularis* (Mackessy et al., 2006).

Зависимость ядоотдачи от массы тела. Масса тела змей также является одним из факторов, от которого зависит величина ее ядоотдачи. Очевидно, что с возрастом у змей увеличиваются и размеры, и масса тела, при этом увеличивается размер ядовитых желез и, соответственно, количество вырабатываемого ядовитого секрета. На рис. 84 приведены зависимости ядоотдачи от массы тела у двух видов гадюк.

Наличие в выборке степных гадюк особей с малой и средней массами позволило получить однозначную картину прямой пропорциональной зависимости ядоотдачи от массы змей (рис. 84Б). В выборке обыкновенных гадюк присутствовали только крупные (и очень крупные) половозрелые особи, что обусловило несколько иную картину распределения ядоотдачи от массы тела (рис. 84А). Тем не менее, для обоих видов можно утверждать, что ядоотдача гадюк растет с увеличением их массы.

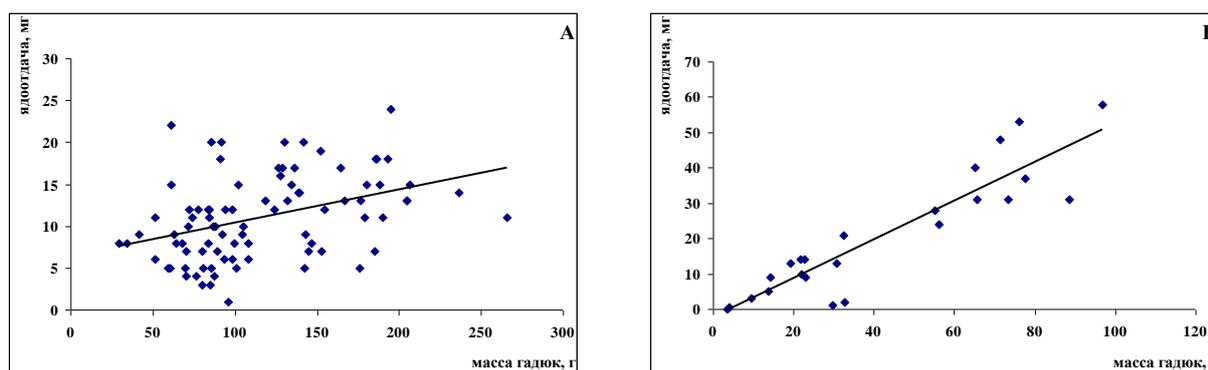


Рис. 84. Зависимость ядоотдачи от массы змей (А – обыкновенная гадюка; Б – гадюка Ренара)

Межпопуляционные особенности ядоотдачи. В разное время в лабораторных условиях мы содержали обыкновенных гадюк из разных мест отлова, что позволило нам сравнить их ядоотдачу. Ранее среднюю разовую ядоотдачу мы рассчитывали делением общего количества полученного ядовитого секрета на количество ядовзятий («доек») у эксплуатируемых гадюк (Маленев и др., 2000). При межпопуляционном сравнении их ядоотдачи оказалось, что средний выход яда у обыкновенных гадюк, отловленных в Самарской, Пензенской и Нижегородской областях, существенно различался (табл. 61). Средняя разовая ядоотдача «самарских» гадюк в 1,5 раза превышает ядоотдачу «пензенских» и в 2 раза выше таковой у «нижегородских» гадюк. Следует отметить, что по средним и максимальным размерам наиболее крупными были «самарские» гадюки, а наименее – «нижегородские».

Таблица 61

Средняя разовая ядоотдача обыкновенных гадюк из разных географических пунктов (из: Маленев и др., 2000)

Места отлова	Количество ядовзятий	Сухой яд, мг	
		общее количество	Средняя разовая ядоотдача
Самарская обл.	183	1210	6,6
Пензенская обл.	47	207	4,4
Нижегородская обл.	186	598	3,2

В табл. 62 приведены аналогичные результаты индивидуальной ядоотдачи гадюк Ренара из разных географических пунктов (Волгоградская и Ульяновская области). В данном

случае межпопуляционные различия в ядоотдаче выявить не удалось. Скорее всего, это обусловлено тем, что в выборках были представлены гадюки со сходными размерами тела.

Таблица 62

Индивидуальная ядоотдача гадюк Ренара,
отловленных в разных географических пунктах

Места отлова	n	Ядоотдача, мг		t_{ϕ}	P
		min-max	$M \pm m$		
Волгоградская обл.	18	7,0–44,0	23,5±2,13	0,022	>0,05
Ульяновская обл.	20	0,1–58,0	23,4±3,93		

Мы считаем, что размеры и масса тела у гадюк – не единственные факторы, влияющие на величину ядоотдачи у гадюк. На количество вырабатываемого гадюками яда, по-видимому, могут также влиять сезонные изменения климатических условий (прежде всего температуры) в местах их обитания. Вполне понятно, что сезонные изменения температуры в местообитаниях накладывают отпечаток на физиологические и поведенческие реакции в период активности (период спаривания, питание, беременность и рождение потомства у самок и пр.).

На примере обыкновенных гадюк из г. Самары мы проанализировали изменения выхода яда у гадюк в течение всего сезона активности. Для этого мы в разное время (5 раз с конца апреля по начало сентября 2014 г.) отлавливали гадюк, 3–5 дней передерживали их в лабораторных условиях, отбирали индивидуальные образцы ядовитого секрета в отдельные чашки Петри, после чего гадюк выпускали в место отлова. Это делалось для того, чтобы гадюки как можно меньше времени проводили в лаборатории, и чтобы процессы восполнения ядовитого секрета у гадюк проходили в естественных природных условиях. Во всех выборках присутствовали только взрослые половозрелые особи, и характеристика исследуемых выборок представлена выше в табл. 21.

Яд высушивали в стандартных условиях, взвешивали и анализировали. Результаты сезонных изменений в ядоотдаче представлены на рис. 85.

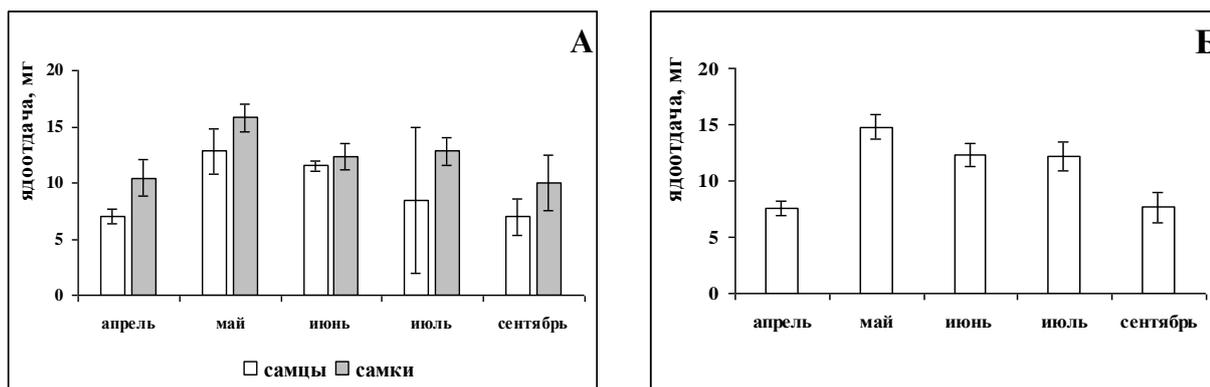


Рис. 85. Ядоотдача обыкновенных гадюк в разное время сезона активности
(А – отдельно самцы и самки; Б – объединенная выборка)

На рис. 85А приведены значения ядоотдачи отдельно для самцов и самок, отловленных в разные месяцы сезона. На наших малочисленных выборках статистически значимых половых различий в индивидуальной ядоотдаче ни в одном месяце не выявлено. Однако на диаграмме видно, что в каждом месяце ядопродуктивность самок несколько выше таковой самцов, и средний выход яда в течение всего сезона от самок статистически значимо выше, чем от самцов (см. табл. 59).

На рис. 85Б представлены данные по ядоотдаче гадюк в разные месяцы без учета их половой принадлежности. Из этих данных следует, что самая низкая ядоотдача у гадюк наблюдается в апреле и сентябре, а в мае - июле она достоверно выше. Сравнительный анализ этих данных показал, что статистически значимые различия отмечаются лишь между апрелем и летними месяцами, а также летними месяцами и сентябрем. Достоверные различия по выходу яда в мае, июне и июле не выявлены. Это можно объяснить тем, что в конце апреля змеи только выходят из зимовки, почти не питаются, и процессы расходования и восполнения запасов ядовитого секрета еще не полностью активизировались. Уровень ядоотдачи змей сопоставим с таковым, который мы наблюдали в сентябре. В мае, июне и июле, когда повышаются среднесуточные температуры, змеи (и самцы, и самки) интенсивно питаются, ядоотдача гадюк наблюдается на одинаково высоком уровне, и половых различий в эти месяцы также не отмечено. В сентябре ядоотдача самцов и самок снижается, что мы связываем со снижением среднесуточных температур и уменьшением потребления пищи.

Выявленные сезонные различия в ядопродуктивности могут определяться изменениями микроклиматических условий в местообитаниях гадюк, и прежде всего, температуры. Поскольку пресмыкающиеся являются эктотермными животными, то температура окружающей среды является основным фактором, определяющим многие физиологические и поведенческие реакции гадюк. Для измерения температуры окружающей среды в месте отлова обыкновенных гадюк был установлен термогигрохронومتر (iButton DS 1923), который фиксировал изменения температуры в приземном слое воздуха каждые 20 мин. Датчик был установлен на расстоянии 2 см над землей у основания дерева с теневой стороны. График изменения среднесуточных температур в период с 15 апреля по 11 октября 2014 г. в месте отлова гадюк приведен на рис. 86.

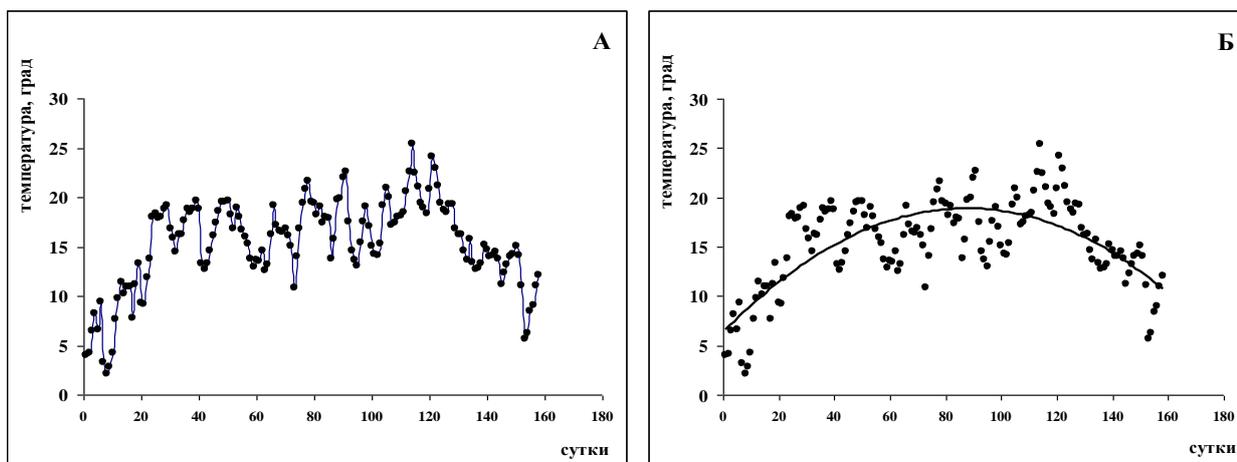


Рис. 86. Среднесуточные температуры в месте обитания гадюк (А – реальные изменения, зафиксированные термодатчиком; Б – аппроксимированная кривая)

Проведенный анализ значений среднесуточных температур в дни отлова гадюк и значений их ядоотдачи показал, что коэффициент корреляции этих величин составляет 0,481 и статистически значимо (на 0,1%-ном уровне) отличается от нуля ($t_{\phi}=5,145$). Этот факт говорит о том, что величина ядоотдачи гадюк зависит от температуры окружающей среды. Температурный фактор в течение сезона влияет не только на величину ядоотдачи, но и на свойства ядовитого секрета. У другого вида гадюк – гюрзы *Macrovipera lebetina* – ранее была отмечена зависимость активности фосфолипазы А₂ яда от температуры при содержании в искусственных условиях (Мурзаева и др., 2000).

Резюмируя итоги изложенных в этом разделе результатов исследований, можно отметить некоторые общие закономерности, присущие гадюкам, встречающимся в Поволжье. Во-первых, различия в ядоотдаче, обусловленные полом особей, скорее всего,

отсутствуют у обоих исследуемых видов: статистически значимые различия в ядоотдаче у одноразмерных самцов и самок гадюк нам выявить не удалось. Отмечаемые в некоторых случаях половые различия в ядоотдаче обусловлены тем, что у обоих видов гадюк самки в среднем крупнее самцов. Во-вторых, зависимость ядоотдачи от размеров особей аналогична у обыкновенной и ренаровой гадюк, свидетельствуя о том, что с увеличением общей длины тела гадюк выход яда увеличивается. В-третьих, для обоих видов гадюк показана аналогичная зависимость ядоотдачи от массы – с увеличением массы тела выход ядовитого секрета увеличивается. В-четвертых, весьма вероятными могут оказаться межпопуляционные различия в ядоотдаче гадюк, т.к. в разных регионах размеры особей могут также варьировать и в силу этого влиять на величину ядоотдачи во время «дойки». В-пятых, как было показано для обыкновенной гадюки – выход яда изменяется по сезону в зависимости от температуры окружающей среды – в летние месяцы он статистически значимо выше такового весной и осенью.

Результаты, полученные на двух видах гадюк из Поволжья, носят, видимо, более универсальный характер, а отмеченные закономерности и особенности присущи и другим видам ядовитых змей (Glenn, Straight, 1977; Latifi, 1984; Chippaux et al., 1991; Mackessy et al., 2006).

5.2. ЛД₅₀ ЯДОВ ГАДЮК ДЛЯ РАЗНЫХ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ЖИВОТНЫХ

Под токсичностью вещества чаще всего понимают способность некоторых химических соединений и веществ биологической природы оказывать вредное воздействие на организм человека, животных и растений. Токсичность вещества не может быть определена без учета количества введенного вещества (дозы), пути попадания в организм (инъекция, дыхание, поглощение с пищей и т.д.), распределения во времени (разовая или повторная дозы), характера повреждений и времени, необходимого для проявления данного поражения. Исследование токсичности веществ направлено на установление количественных параметров токсичности данного соединения, изучение характера его воздействия и специфического токсического эффекта, а также на установление существующих видовых и половых различий в чувствительности к токсическому агенту.

Наиболее часто используемые тесты на токсичность включают определение средней летальной (среднесмертельной) дозы (ЛД₅₀) соединения на лабораторных животных. ЛД₅₀ определяется как статистически полученное выражение разовой дозы вещества, вызывающей гибель 50% экспериментальных животных. Токсичность, выраженная в среднесмертельных дозах (ЛД₅₀), является наиболее распространенной интегральной характеристикой биологической активности змеиных ядов, позволяющая проводить разноуровневый сопоставительный анализ в изоэффективных единицах.

Основная методическая схема установления ЛД₅₀ хорошо разработана и состоит во введении возрастающих доз токсина группам экспериментальных животных для определения дозы, вызывающей гибель 50% животных опытной группы, путем определения функции «доза-ответ».

В токсинологических экспериментах для определения ЛД₅₀ змеиных ядов используют лабораторных мышей, крыс, кроликов и другие виды животных разных систематических групп. Считается целесообразным использовать в токсинологических экспериментах те виды животных, которые являются пищевыми объектами (добычей) ядовитых змей в естественных условиях.

Для определения ЛД₅₀ ядов гадюк, встречающихся в Волжском бассейне, мы использовали в качестве экспериментальных животных мышей, лягушек и прямокрылых насекомых. Все вышеперечисленные таксоны животных в той или иной степени составляют

основу рациона двух исследуемых видов гадюк, встречающихся в Волжском бассейне (см. разделы главы 3 о питании гадюк).

Рабочей гипотезой при планировании токсикологических экспериментов было предположение о том, что токсичность ядовитого секрета гадюк может отражать видовые, региональные, сезонные и другие особенности рациона питания гадюк. Скорее всего, яд гадюк для основных пищевых объектов может быть наиболее токсичным. Иными словами, чем выше процент данного пищевого объекта в рационе гадюк, тем токсичнее для него должен быть ядовитый секрет. Это предположение не противоречит представлениям о том, что эволюция свойств ядовитого секрета гадюк направлена в сторону наиболее эффективного умерщвления конкретного вида добычи. Подтверждение этих предположений можно найти в публикации В.Г. Старкова и соавторов (Starkov et al., 2007). Авторы исследовали токсичность для банановых сверчков *Gryllus assimilis* ядовитого секрета некоторых видов гадюк, в рационе которых в той или иной степени присутствовали прямокрылые насекомые. Была установлена прямая связь значения ЛД₅₀ яда с энтомофагией – оказалось, что чем выше процент насекомых в рационе данного вида гадюк, тем токсичнее для насекомых их ядовитый секрет.

В данном разделе возможная взаимосвязь токсичности ядовитого секрета змей с их пищевыми предпочтениями рассмотрена нами применительно к яду гадюк, встречающихся в Волжском бассейне. Здесь представлены результаты определения среднесмертельной дозы ЛД₅₀ на разных видах экспериментальных животных. За последние годы основной принцип токсикометрии не изменился, а совершенствовались лишь методы расчета среднеэффективных доз на основе тех или иных компьютерных программ. Для определения ЛД₅₀ ядовитого секрета гадюк Волжского бассейна мы использовали стандартный метод пробит-анализа, подробно рассмотренный в литературе (Беленький, 1963).

Оригинальные результаты токсикологических экспериментов, приведенные в таблицах этого раздела, в дальнейшем можно использовать как в качестве справочных материалов, так и исходных данных для более глубокого статистического анализа.

Существуют различные способы введения ядовитого секрета в организм подопытных животных. Наиболее часто употребляемые – подкожный, внутрибрюшинный и внутривенный. В своих экспериментах мы в основном использовали внутрибрюшинное введение, которое, на наш взгляд, наиболее соответствует той картине, которая наблюдается в природных условиях при использовании ядов гадюками для умерщвления добычи. Прежде чем привести результаты экспериментальной работы, необходимо остановиться на характеристиках используемых экспериментальных животных и схемах проведения токсикологических экспериментов.

Сверчки. Поскольку прямокрылые насекомые (отряд Orthoptera, включающий сверчков) являются необходимой и значительной составляющей рациона ренаровых гадюк, в качестве объектов были выбраны банановые сверчки *Gryllus assimilis*, разведение которых в лабораторных условиях не составляет большого труда. Сверчков разводили в пластиковых емкостях с крышками и хорошей вентиляцией, обеспечивая требуемую температуру и влажность. Сверчков кормили сухими смесями (молотые пшеничные отруби, овсяные хлопья, сухой гаммарус и молочный порошок) и свежими кормами (салат, морковь, яблоки). Банановых сверчков выращивали до стадии предимаго (масса 0,6–0,8 г) и эксперименты в основном проводили на группах животных массой 0,6–0,7 г и 0,7–0,8 г.

В экспериментальных группах при анализе видовой и географической изменчивости ЛД₅₀ ядов гадюк сверчков не разделяли по полу, а использовали объединенную выборку самцов и самок. Оказалось, что и самки, и самцы банановых сверчков одинаково реагируют на ядовитый секрет – значения ЛД₅₀, полученные на самцах и самках, не имеют статистически значимых различий (табл. 63). Данный результат позволил нам в дальнейших экспериментах использовать объединенную выборку разнополых сверчков, ориентируясь только на массу насекомых в экспериментальных группах.

Таблица 63

Значения ЛД₅₀ (мкг/г) яда гадюки Ренара на самцах и самках банановых сверчков (внутрибрюшинное введение, масса сверчков 0,6–0,8 г)

Пол сверчков	<i>n</i>	ЛД ₅₀ , мкг/г	<i>t_φ</i>	<i>P</i>
самцы	50	21,4±1,98	0,108	> 0,05
самки	50	21,0±3,01		

Примечание: в экспериментах использован яд *V. renardi*, отловленных в Волгоградской области

Для определения ЛД₅₀ образцов ядов использовали 7 групп сверчков (7 разных доз) по 5 шт. в каждой. В экспериментах использовали водные растворы ядов: ядовитый секрет *V. r. renardi* (как самый токсичный) использовали в концентрации 2,0 мг/мл; яд *V. r. bashkirovi* – 3,0 мг/мл; яд *V. b. berus* – 5,0 мг/мл и яд *V. b. nikolskii* – 7 мг/мл. Это было сделано для того, чтобы минимизировать объем вводимого в тело сверчка раствора яда. Инъекции растворов проводили внутрибрюшинно в правую нижнюю четверть брюшка с дорзальной стороны, слегка фиксируя сверчков сверху с помощью мелкоячеистой сетки.

Образцы ядовитого секрета восточной степной гадюки, для которых мы определяли ЛД₅₀ на сверчках, были собраны в разных регионах, территориально относящихся к бассейну Волги и сопредельным территориям (табл. 64). Среди полученных образцов яда в одном и том же локалитете были и бесцветный, и желтый ядовитый секрет (например, места отлова в Волгоградской и Самарской областях). Мы уже упоминали о том, что в выборке восточных степных гадюк, отловленных в Камышинском районе Волгоградской области, отмечены самки, продуцирующие яд желтого цвета, самцы, продуцирующие желтый яд, и самцы, у которых был отмечен бесцветный ядовитый секрет. Точно также и у ренаровых гадюк, отловленных в Самарской области, мы наблюдали и желтый, и бесцветный ядовитый секрет. Эти образцы разного цвета были собраны и проанализированы отдельно. Для сравнения в той же таблице приведены данные по токсичности ядовитого секрета обыкновенных гадюк и гадюк Никольского из разных регионов Волжского бассейна.

Как видно из табл. 64, ядовитый секрет ренаровых гадюк номинативного подвида значительно более токсичен для сверчков, чем яд обыкновенных гадюк. Диапазон средних значений ЛД₅₀ исследованных образцов яда первых составляет 21,3–24,9 мкг/г и свидетельствует о том, что токсичность их ядовитого секрета не различается в пределах исследованных мест обитания, несмотря на то, что крайние точки отлова гадюк отстоят друг от друга на расстояние более чем 1200 км (Астраханская область на юге и Ульяновская область на севере). Кроме того, можно заметить, что и здесь в яде не обнаруживаются различия, обусловленные полом гадюк – и самцы, и самки из одного локалитета (в частности, гадюки, встречающиеся в Волгоградской области) продуцируют одинаково токсичный для насекомых ядовитый секрет. Из данных, приведенных в табл. 64, видно также, что статистически значимых различий в ЛД₅₀ ядовитого секрета разного цвета не выявлено (на примере яда гадюк из Волгоградской и Самарской областей). Несколько выше значения ЛД₅₀, по сравнению с *V. r. renardi*, у *V. r. bashkirovi* (25,0–36,6 мкг/г), еще выше – у *V. b. berus* (82,2–94,9 мкг/г) и самые высокие – *V. b. nikolskii* (113,9–118,6 мкг/г).

Тот факт, что ядовитый секрет гадюк Ренара значительно более токсичен для насекомых, чем яд обыкновенной гадюки, установлен ранее в работе В.Г. Старкова с соавторами (Starkov et al., 2007). Исследователями был подробно рассмотрен вопрос о связи токсичности яда нескольких видов европейских гадюк группы *Pelias* с энтомофагией. Они показали: чем выше процент насекомых в питании гадюк, тем токсичнее для сверчков их ядовитый секрет. Полученные нами результаты не противоречат их данным и данным И.В. Ширяевой (2011) (табл. 65).

Таблица 64

Значения ЛД₅₀ (мкг/г) яда гадюк для банановых сверчков
(внутрибрюшинное введение, масса сверчков – 0,6–08 г)

Вид гадюк	Место отлова гадюк и их половозрастная принадлежность		Цвет яда	ЛД ₅₀ , мкг/г, $M \pm m$
<i>V. r. renardi</i>	Астраханская обл.		желтый	21,4±3,61
	Волгоградская обл.	самки	желтый	22,6±2,65
		самцы	желтый	22,2±3,62
		самцы	бесцветный	24,9±2,84
	Саратовская обл.		бесцветный	21,3±2,78
	Самарская обл.		желтый	22,8±3,64
			бесцветный	22,5±3,14
Ульяновская обл.		бесцветный	22,6±3,38	
<i>V. r. bashrirovi</i>	Республика Татарстан, о. Спасский		желтый	28,9±3,43
	Ульяновская обл., Сенгилеевский р-н	самец	желтый	36,6±4,24
		самка	бесцветный	33,9±3,89
	Самарская обл., Сергиевский р-н	самец	бесцветный	25,0±4,03
		самка	бесцветный	34,9±4,40
		juv	бесцветный	33,8±6,76
		juv	желтый	32,6±4,60
<i>V. b. berus</i>	Самарская обл.		желтый	94,9±13,96
	Нижегородская обл.		желтый	93,4±18,60
	Пермский край		желтый	91,9±8,97
	Новгородская обл.		желтый	87,8±12,66
	Саратовская обл.		желтый	84,8±14,42
	Республика Татарстан		желтый	82,4±16,48
	Московская обл.		желтый	82,2±11,58
<i>V. b. nikolskii</i>	Саратовская обл.		бесцветный	113,9±21,72
	Липецкая обл.		бесцветный	118,6±12,95

Таблица 65

Значения ЛД₅₀ (мкг/г) ядов гадюк для банановых сверчков, полученные разными авторами

	Starkov et al., 2007	Ширяева, 2011	Наши данные
<i>V. r. renardi</i>	19,3	21,1±3,28	21,3±2,78–24,9±2,84
<i>V. r. bashrirovi</i>	–	54,4±4,37	25,0±4,03–36,6±4,24
<i>V. b. berus</i>	81,9	128,5±11,78	82,2±11,58–94,9±13,96
<i>V. b. nikolskii</i>	84,8	–	113,9±21,72–118,6±12,95

Результаты, полученные нами на сверчках, подтверждают предположение других авторов о том, что у гадюк чем выше процент данного вида животных в питании гадюк, тем токсичнее для них ядовитый секрет. Различия в ЛД₅₀ ядов *V. r. renardi* и *V. b. berus* по отношению к сверчкам могут быть обусловлены особенностями характера питания двух видов гадюк в Волжском бассейне, а именно – полным или почти полным отсутствием насекомых в рационе обыкновенной гадюки и значительным их количеством в питании восточной степной гадюки. В условиях террариума мы также ни разу не отмечали поедания сверчков новорожденными обыкновенными гадюками, хотя неоднократно предлагали им в качестве корма сверчков – и банановых, и домовых.

Другой момент, заставляющий более внимательно отнестись к этим результатам – это величины ЛД₅₀ яда гадюки Башкирова, находящиеся между значениями ЛД₅₀ яда восточной степной гадюки номинативной формы и обыкновенной гадюки (табл. 64, 65). Впервые такое

промежуточное положение ЛД₅₀ яда *V. r. bashrirovi* (с о. Спасский в Татарстане) отмечено в кандидатской диссертации И.В. Ширяевой (2011).

Впоследствии нам удалось получить еще несколько образцов яда гадюки Башкирова из зоны симпатрического обитания *V. berus* и *V. renardi* (Сергиевский район Самарской и Сенгилеевский район Ульяновской областей). Результаты определения ЛД₅₀ в этих образцах на сверчках говорят о том, что в указанных районах встречаются особи с ядом, по токсичности похожим на ядовитый секрет гадюки Башкирова из Татарстана. Промежуточное значение ЛД₅₀ яда гадюки Башкирова для сверчков между *V. r. renardi* и *V. berus* может косвенно указывать на филогенетические связи этих таксонов и таксономический статус *V. r. bashrirovi*.

К сожалению, малое количество образцов ядовитого секрета из этого региона не позволяет сделать более определенные выводы. В дальнейшем мы планируем уделить более пристальное внимание исследованию свойств ядовитого секрета гадюк именно из зоны симпатрического обитания.

Выше высказывалось предположение, что гадюка Башкирова имеет гибридогенное происхождение. Приведенные значения ЛД₅₀ яда гадюк Башкирова из исследованных популяций на сверчках также свидетельствуют в пользу высказанного предположения о гибридогенном происхождении гадюки Башкирова.

Таким образом, из результатов токсикометрии на насекомых следует, что из всех исследованных образцов яд восточных степных гадюк номинативного подвида для насекомых является наиболее токсичным, а наименее токсичным оказался яд гадюки Никольского. Это вполне укладывается в представления о характере питания гадюк, а именно – отсутствие насекомых в рационе обыкновенной гадюки и их большой процент в питании гадюк Ренара. Кроме того, показано, что ядовитый секрет гадюк Ренара в пределах исследованных локалитетов не имеет существенных географических различий в токсичности. Полученные нами данные говорят также о том, что значения ЛД₅₀ ядовитого секрета гадюки Башкирова отличаются от таковых ядов ренаровой номинативного подвида и обыкновенной гадюк, занимая промежуточное положение между ними.

Лягушки. В литературе неоднократно упоминается о находках амфибий в наполненных желудках обыкновенной гадюки, из чего следует, что в некоторых регионах Волжского бассейна земноводные являются одним из постоянных компонентов их питания. Имеются отдельные литературные упоминания о земноводных как компонентах пищи восточной степной гадюки. Но нами амфибии ни разу не отмечались в питании последнего вида.

Эксперименты по токсикометрии на амфибиях были проведены на сеголетках озерной лягушки *Pelophylax ridibundus*, отловленных в Астраханской области, в пойме р. Ахтуба, в окрестностях ст. Досанг. Масса отловленных сеголеток составляла в основном 2,0–3,5 г. Для экспериментов формировали группы экспериментальных животных массой 2,0–2,5 г, 2,6–3,0 г, 3,1–3,5 г (Маленев и др., 2013). Инъекции яда проводили внутрибрюшинно, в правую нижнюю четверть брюшной поверхности лягушки с использованием микрошприца объемом 30 мкл.

Результаты ЛД₅₀ яда обыкновенной гадюки для сеголетков озерной лягушки представлены в табл. 6б.

Значения ЛД₅₀ всех исследованных образцов яда разбиваются на две большие группы, различающиеся между собой по значениям ЛД₅₀. Во-первых, это – группа низкотоксичных образцов с высокими значениями ЛД₅₀, характерная для яда обыкновенных гадюк с преобладающими признаками номинативного подвида *V. b. berus*, и группа высокотоксичных образцов с низкими значениями ЛД₅₀, характерная для яда обыкновенных гадюк с преобладающими признаками лесостепного подвида (гадюки Никольского). Исключение составляют гадюки из Хвалынского района Саратовской области, отнесенные к *V. b. berus*, но фактически занимающие промежуточное положение между *V. b. berus* и *V. b. nikolskii*.

Можно заметить, что значения ЛД₅₀ ядов гадюк номинативного подвида многократно (в 4–6 раз) и статистически значимо выше таковых в яде гадюк лесостепного подвида *V. b. nikolskii*. Это свидетельствует о том, что яд гадюки Никольского *V. b. nikolskii* значительно более токсичен для озерных лягушек, чем яд у гадюк номинативного подвида. При этом значения ЛД₅₀ яда гадюк с преобладанием признаков Никольского из разных мест отлова практически одинаковы и не имеют между собой статистически значимых различий. Полученные данные мы не можем объяснить только лишь пищевыми предпочтениями двух подвидов гадюк, поскольку они расходятся с нашими представлениями о незначительных различиях в трофических предпочтениях этих подвидов. Здесь следует отметить, что земноводные в питании гадюки Никольского отмечались нами лишь для молодых змей, в рационе гадюк номинативного подвида земноводные составляют в некоторых северных регионах Волжского бассейна и сопредельных территорий значительную часть.

Таблица 66

ЛД₅₀ (мкг/г) яда обыкновенной гадюки для сеголетков озерной лягушки
(внутрибрюшинное введение)

Преобладают признаки подвида	Место отлова	Цвет яда	ЛД ₅₀ , мкг/г, <i>M±m</i>
<i>V. b. berus</i>	Республика Татарстан, Лаишевский район	желтый	51,9±4,43
	Республика Мордовия, Ковылкинский район	желтый	50,8±4,89
	Самарская область, Ставропольский район	желтый	48,8±5,05
	г. Самара	желтый	47,4±3,31
	Республика Чувашия, Алатырский район	желтый	42,3±4,50
	Новгородская область, Боровичский район	желтый	41,1±3,87
	Нижегородская область, Тоншаевский район	желтый	37,2±2,60
	Московская область, Раменский район	желтый	32,7±4,58
	Пермский край, Чердынский район	желтый	30,6±1,96
	Саратовская область, Хвалынский район	желтоватый	9,6±1,91
<i>V. b. nikolskii</i>	Пензенская область, Пензенский район	желтоватый	8,9±1,59
	Пензенская область, Пензенский район	бесцветный	9,9±1,51
	Липецкая область, Добровский район	бесцветный	10,9±1,13
	Саратовская область, Аткарский район	бесцветный	9,2±1,68

Значения ЛД₅₀ яда гадюк с преобладанием признаков *V. b. berus* из разных географических районов Волжского бассейна различаются между собой: наименее токсичный для лягушек яд мы отметили у гадюк из Республики Татарстан (ЛД₅₀=51,9±4,43 мг/г), а наиболее токсичный яд (если не учитывать гадюк с промежуточным статусом между *V. b. berus* и *V. b. nikolskii* из Хвалынского района Саратовской области) получен от гадюк из Пермского края (ЛД₅₀=30,6±1,96 мг/г). Различия этих значений ЛД₅₀ оказались

статистически значимыми ($t_{\phi}=4,40$, $P<0,001$). На дендрограмме сходства (рис. 87) можно выделить среди значений ЛД₅₀ ядов гадюк номинативного подвида две группы образцов.

1 – яд гадюк из региона Средней Волги (Самарская область, Республики Татарстан, Чувашия, Мордовия) с менее токсичным ядовитым секретом. Напомним, что территория Среднего Поволжья захватывает зону возможной интерградации указанных подвигов (Зиненко, 2003), где у гадюк отмечается разная степень выраженности не только морфологических признаков *V. b. berus* и *V. b. nikolskii*, но и свойства ядовитого секрета.

2 – это образцы яда гадюк из северо-западных (Московская, Новгородская и Нижегородская области) и северо-восточных регионов (Пермский край) Волжского бассейна. У встречающихся здесь гадюк превалируют признаки номинативного подвида *V. b. berus*, а ядовитый секрет для лягушек менее токсичен для лягушек по сравнению с *V. b. nikolskii*.

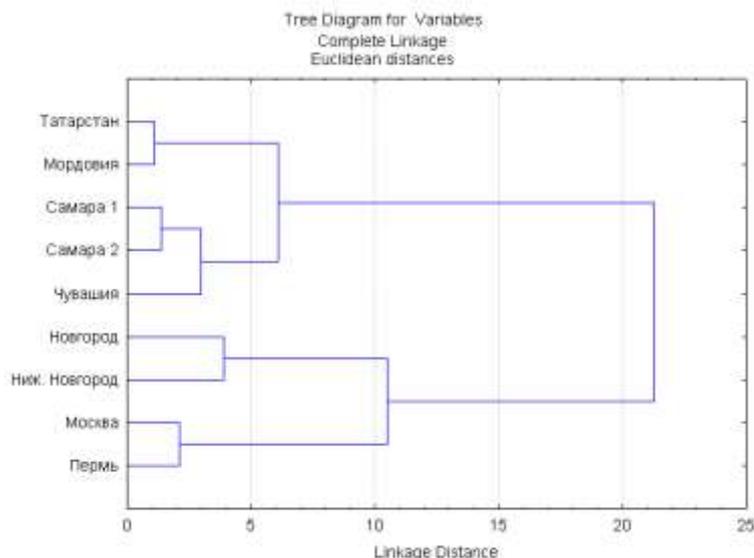


Рис. 87. Дендрограмма сходства значений ЛД₅₀ яда *V. b. berus* из разных точек ареала

В табл. 66 отмечен также цвет ядовитого секрета гадюк из исследованных популяций. Напомним, что у гадюк номинативного подвида мы всегда отмечали яд ярко-желтого цвета, тогда как у гадюк Никольского встречается и бесцветный, и желтоватый яд слабой желтой окраски (Бакиев и др., 2009; Зайцева, 2011). Сравнение значений ЛД₅₀ бесцветного и желтоватого яда у гадюк из Пензенского района Пензенской области не выявило статистически значимых различий.

Ранее проведенный биохимический анализ яда гадюк с преобладающими признаками Никольского из этого района показал, что данные образцы отличались активностью оксидазы L-аминокислот, которая и определяет цвет ядовитого секрета (Маленев и др., 2010). Получается, что, несмотря на значительные различия в активности оксидазы L-аминокислот яда у особей в этой популяции, токсичность их яда для сеголеток лягушек одинакова.

Также можно отметить отсутствие различий в токсичности яда разного цвета гадюк из Саратовской области – ЛД₅₀ желтоватоокрашенных и бесцветных образцов не различались, несмотря на то, что эти места обитания гадюк территориально относятся к разным речным бассейнам. Место отлова гадюк в Хвалынском районе находится в пределах Волжского бассейна, а таковое в Аткарском районе – в бассейне Дона у границы с Волжским бассейном. По токсичности для лягушек яд гадюк из Хвалынского района по величине ЛД₅₀ скорее соответствует яду гадюки Никольского, чем яду гадюк номинативного подвида из других районов Волжского бассейна. Забегая вперед, скажем, что точно такую же феноменологию мы отмечали при анализе этого образца яда на мышах – здесь яд гадюк из

Хвалынского и Базарно-Карабулакского районов Саратовской области наиболее токсичен среди образцов яда гадюк номинативного подвида из бассейна Волги.

Таким образом, анализ ЛД₅₀ ядовитого секрета обыкновенной гадюки выявил межподвидовые различия в его токсичности для озерной лягушки, биологический смысл которых пока неясен. В частности, необъясненным остается тот факт, что для лягушек яд гадюки Никольского более токсичен, чем яд гадюк номинативного подвида обыкновенной гадюки. Эти различия нельзя объяснить только с точки зрения пищевых предпочтений – в рационе гадюки Никольского земноводные являются скорее исключением, чем правилом. Возможно, причины этих особенностей могут быть обусловлены тем, что яд гадюки Никольского в принципе более токсичен для позвоночных – как для лягушек, так и для мышей. Ранее было отмечено, что пептидный состав яда этих подвидов несколько отличается (Зайцева, 2009; Зайцева, 2011). Вполне вероятно, что именно наличие тех или иных белковых компонентов в ядовитом секрете обуславливает высокую токсичность яда гадюки Никольского для позвоночных животных.

Мыши. Белых лабораторных мышей разводили в виварии и содержали в стандартных клетках для мелких грызунов. Рацион состоял из сухих кормов (пшеница, семечки подсолнуха, овсяные хлопья, крупы) и свежих овощей (морковь, капуста, кабачки, тыква) с добавлением гранулированных комбикормов для млекопитающих. Мышей выращивали до достижения ими веса 20 г, после чего формировали группы животных (самцов или самок) для экспериментов. Опыты проводили на мышах массой 19–21 г.

Для определения ЛД₅₀ образцов яда гадюк разной таксономической принадлежности диапазон исследуемых доз несколько различался: яд *V. b. berus* – 5 доз (0,5; 1,0; 1,5; 2,0; 2,5 мкг/г) по 5 шт. мышей для каждой; образцы яда *V. r. renardi* – 4 дозы (1,0; 2,0; 3,0; 4,0 мкг/г) по 6 шт. мышей; яд *V. b. nikolskii* – 5 доз (0,5; 1,0; 1,5; 2,0; 2,5 мкг/г) по 5 мышей; яд *V. r. bashkirovi* – 5 доз (1,0; 2,0; 2,5; 3,0; 4,0 мкг/г) по 5 мышей для каждой дозы. Для инъекций использовали свежеприготовленные растворы яда в физиологическом растворе в концентрации 3,0 мг/мл для образцов яда *V. b. berus* и *V. b. nikolskii*, и 5,0 мг/мл для образцов яда *V. r. renardi* и *V. r. bashkirovi*.

Инъекции яда животным проводили микрошприцом объемом 30 мкл внутрибрюшинно или подкожно (в область верхней части левого бедра). Контрольной группе животных вводили только физиологический раствор. Наблюдение за животными прекращали через 24 часа, фиксируя количество погибших и выживших животных. Расчет значений ЛД₅₀ (средняя и ее ошибка) проводили с помощью модифицированного пробит-анализа (Безруков и др., 1995).

Прежде всего, для выявления возможных различий токсичности ядовитого секрета, обусловленных полом гадюк, мы определили величину ЛД₅₀ яда, полученного отдельно у самцов и самок. Гадюки были отловлены в одном месте, примерно в одно и то же время, и ядовзятия проводили одновременно. Это было сделано для того, чтобы свести к минимуму влияние других возможных факторов изменчивости свойств ядовитого секрета (географического, сезонного и т.п.). Обыкновенные гадюки были отловлены в мае 2007 г. и мае 2014 г. в черте г. Самара, а гадюки Ренара – в мае 2013 г. в Камышинском районе Волгоградской области.

Яд от самцов и самок собирали в отдельные чашки Петри, высушивали в стандартных условиях и проводили эксперименты по токсикометрии на лабораторных мышах, определяя отдельно значения ЛД₅₀ для яда самцов и яда самок. Результаты этих экспериментов отражены в табл. 67. В таблице также приведены значения ЛД₅₀ яда самцов и самок обыкновенных гадюк при подкожном и внутрибрюшинном способах введения ядовитого секрета лабораторным мышам.

Таблица 67

ЛД₅₀ (мкг/г) яда самцов и самок обыкновенной и восточной степной гадюк
(мышь-самцы массой 20,0±1,0 г)

Вид	Введение яда	Пол гадюк	ЛД ₅₀ , мг/кг <i>M±m</i>	<i>t</i> _φ	<i>P</i>	Источник
<i>V. berus</i>	подкожное	самцы	3,9±0,52	0,39	>0,05	Маленев и др., 2007 г
		самки	3,7±0,50			
	внутрибрюшинное	самцы	1,5±0,16	0,92	>0,05	данные 2014 г.
		самки	1,3±0,20			
<i>V. renardi</i>	внутрибрюшинное	самцы	3,1±0,40	0,08	>0,05	данные 2014 г.
		самки	3,1±0,43			

Оказалось, что значения ЛД₅₀ яда самцов и самок у обоих видов гадюк статистически значимо не различаются между собой (при каждом способе отдельно – при подкожном и внутрибрюшинном введении яда). Эти данные свидетельствуют о том, что в одной популяции самцы и самки продуцируют одинаково токсичный ядовитый секрет и, скорее всего, не обладают какими-либо преимуществами в умерщвлении потенциальных пищевых объектов. Аналогичные результаты были получены и другими исследователями, в работах которых было показано отсутствие половых различий в токсичности и составе ядов других видов змей (Chippaux et al., 1982; Glenn, Straight, 1977; Latifi, 1984).

Сравнение разных способов введения яда (для ядовитого секрета обыкновенной гадюки) показывает разницу в абсолютных значениях ЛД₅₀, которая говорит о том, что при внутрибрюшинном введении ядовитый секрет более «эффективно» умерщвляет потенциальную добычу, т.е. для достижения одинакового эффекта при внутрибрюшинном введении необходимо в 2–3 раза меньше яда.

Не менее важным представляется вопрос о географических особенностях токсичности яда гадюк, встречающихся в различных регионах Волжского бассейна. Для этого мы определили ЛД₅₀ образцов яда у обыкновенных гадюк из разных мест обитания в пределах Волжского бассейна. Каждый образец представлял собой яд, собранный от нескольких особей (8–20 экз.), различающихся по полу, размеру, возрасту и физиологическому состоянию, т.е. во всех образцах индивидуальные особенности гадюк в той или иной степени нивелированы. Образцы различались лишь географией мест отлова гадюк и выбраны таким образом, чтобы в пределах одной серии экспериментов можно было сравнить ЛД₅₀ яда гадюк из географически удаленных точек и ЛД₅₀ яда гадюк различной подвидовой принадлежности.

Результаты этих экспериментов по токсикометрии яда обыкновенных гадюк из разных районов Волжского бассейна представлены в табл. 68. Надо заметить, что различия в значениях ЛД₅₀ яда при подкожном введении яда гадюк мышам, обусловленные разной географической приуроченностью мест отлова, незначительны. При сравнении ЛД₅₀ яда гадюк разной подвидовой принадлежности (преобладание признаков *V. b. berus* или *V. b. nikolskii*) различия также не обнаруживаются (*t*_φ=0,246, *P*>0,05). В то же время, межвидовые различия ЛД₅₀ ядов обыкновенных и восточных степных гадюк из Волжского бассейна являются статистически значимыми. Так, при подкожном введении яда восточных степных гадюк из Астраханской области ЛД₅₀ составляет 9,8±0,95 мкг/г. Из этих результатов следует, что при подкожном введении ядовитого секрета нам удалось обнаружить лишь видовые различия в токсичности ядов обыкновенной и восточной степной гадюк, а подвидовые различия в токсичности яда номинативного подвида и яда гадюки Никольского нами не выявлены (Маленев и др., 2007).

Таблица 68

ЛД₅₀ (мкг/г) яда обыкновенной гадюки из различных точек ареала
(подкожное введение, мыши-самцы массой 19–21 г)

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

При внутрибрюшинном введении ядовитого секрета двух подвидов обыкновенных гадюк, отловленных в разных регионах, мы получили несколько иные результаты (табл. 69).

Еще раз отметим, что значения ЛД₅₀, полученные на мышях-самцах, во всех наблюдаемых случаях статистически значимо не различались от таковых, полученных на мышях-самках. Это свидетельствует о том, что в условиях проведения наших экспериментов (концентрация яда, способ введения ядовитого секрета и диапазон исследуемых доз) реакция мышей разного пола оказалась одинаковой. Вполне вероятно, что половые различия в чувствительности мышей могут быть обнаружены, но лишь при значительном увеличении количества использованных в опыте животных.

Таблица 69

ЛД₅₀ (мкг/г) яда обыкновенной гадюки из разных точек ареала
(внутрибрюшинное введение, мыши-самцы массой 19–21 г)

Подвид	Места сбора образцов	ЛД ₅₀ , мкг/г, $M \pm m$	
<i>V. b. berus</i>	Республика Татарстан, Лаишевский р-н	2,12±0,188	1,58±0,094
	Пермский край, Чердынский р-н	1,88±0,298	
	Нижегородская обл., Тоншаевский р-н	1,83±0,274	
	Новгородская обл., Боровичский р-н	1,54±0,171	
	Московская обл., Раменский р-н	1,45±0,143	
	г. Самара, Красноглинский р-н	1,43±0,188	
	Саратовская обл., Базарно-Карабулакский р-н	1,33±0,238	
	Саратовская обл., Хвалынский р-н	1,24±0,197	
<i>V. b. nikolskii</i>	Пензенская обл., Пензенский р-н	0,93±0,135	0,93±0,046
	Пензенская обл., Пензенский р-н *	0,80±0,119	
	Саратовская обл., Аткарский р-н *	1,00±0,150	
	Липецкая обл., Добровский р-н *	0,99±0,131	

Примечание: * – образцы ядовитого секрета *V. b. nikolskii* – бесцветные, все остальные – желтого цвета.

Из данных табл. 69 следует, что средние значения ЛД₅₀ в разных образцах яда гадюк номинативного подвида обыкновенной гадюки изменяются от 1,24 до 2,12 мкг/г, а в образцах яда с преобладающими признаками гадюки Никольского – от 0,80 до 1,00 мкг/г. Здесь также (как и при внутрибрюшинном введении) различия, обусловленные географией мест отлова гадюк, не являются очевидными – многие значения ЛД₅₀ укладываются в границы ошибки определения. Тем не менее, определенная тенденция просматривается, а именно – повышение токсичности образцов в направлении от северных районов к южным,

граничащим с речным бассейном Дона. Отмеченные ранее различия в токсичности и активности протеаз яда *Vipera russelli* из различных регионов Индии говорят в пользу того, что географические особенности мест обитания могут оказывать влияние на свойства ядов (Jayanthi, Gowda, 1988). Межпопуляционные различия в свойствах ядов (в частности, его токсичности) отмечены также при анализе ядовитого секрета гремучников рода *Crotalus* (Glenn, Straight, 1978; Glenn et al., 1983).

Возвращаясь к данным таблицы 69, можно заметить, что межподвидовые различия средних значений ЛД₅₀ ядов *V. b. berus* и *V. b. nikolskii* являются статистически значимыми ($t_{\phi}=4,65$, $P<0,001$). Это говорит о том, что при внутрибрюшинном введении яда (в отличие от подкожного) межподвидовые различия уже наблюдаются. При этом яд гадюки Никольского для мышей оказался более токсичен, чем яд гадюк номинативного подвида обыкновенной гадюки. Вполне вероятно, что яд *V. b. nikolskii* более токсичен для мышей потому, что мелкие грызуны в их рационе занимают в среднем большую долю, чем у *V. b. berus*. Как уже отмечалось выше, в рационе гадюк номинативного подвида процент мелких млекопитающих обычно ниже (особенно в северных регионах, где значительный процент в питании могут составлять земноводные).

Стоит обратить внимание на значения ЛД₅₀ яда гадюк из Саратовской области (Базарно-Карабулакский и Хвалынский районы, находящиеся на границе Волжского и Донского бассейна). Это – самые южные точки находок гадюк номинативного подвида в Волжском бассейне. У встречающихся здесь гадюк смешаны внешнеморфологические признаки номинативного и лесостепных подвигов, а значения ЛД₅₀ ядовитого секрета принимают промежуточные значения, характерные для указанных подвиговых форм. Другая группа образцов, полученная от гадюк из Пензенского района Пензенской области, собрана также на водоразделе Волжского и Донского бассейна. Встречающиеся здесь гадюки по внешнеморфологическим признакам занимают промежуточное положение между *V. b. berus* и *V. b. nikolskii*, а свойства их ядовитого секрета соответствуют *V. b. nikolskii* (Бакиев и др., 2009; Маленев и др., 2010; Зайцева, 2011).

Мы уже не раз отмечали, что ядовитый секрет у обыкновенных гадюк в пределах Волжского бассейна различается по цвету – у номинативного подвида он всегда желтого цвета, у гадюк Никольского – в основном бесцветный, но в некоторых районах отмечается и яд слабой желтой окраски. В частности, от гадюк из Пензенской области мы получали и бесцветный, и желтоватый ядовитый секрет. Как видно из данных табл. 69, токсичность (значения ЛД₅₀) яда разного цвета у гадюк Никольского незначительно различается.

Для сравнения приведем литературные данные. При внутрибрюшинном введении яда обыкновенной гадюки мышам ЛД₅₀ определена как $0,86\pm 0,15$ мкг/г (Calderon et al., 1993). Как следует из статьи, авторы анализировали яд *V. berus* «из России» без более точной географической привязки к месту его происхождения. Судя по абсолютному значению ЛД₅₀ и полученным нами данным, этот яд по токсичности скорее напоминает яд гадюки Никольского, чем яд гадюк номинативного подвида. Ранее также было отмечено, что при внутривенном введении яда обыкновенных гадюк мышам ЛД₅₀ составляет 1,31 мг/кг (Орлов и др., 1990).

При определении токсичности ядовитого секрета восточных степных гадюк (номинативного подвида *V. renardi renardi* и гадюки Башкирова *V. r. bashkirovi*) из разных точек Волжского бассейна мы получили следующие результаты, отраженные в табл. 70. Как и в случае с ядом обыкновенной гадюки, здесь мы также не выявили значимых различий в чувствительности самцов и самок мышей к яду. Диапазон значений ЛД₅₀ яда гадюк номинативного подвида ренаровой гадюки в исследованном регионе составляет 2,74–3,23 мкг/г, а яда гадюки Башкирова – 2,39–2,96 мкг/г.

Среди образцов яда восточных степных гадюк мы отмечали и желтый, и бесцветный ядовитый секрет, полученный от разных особей из одного места отлова. Например, в выборке гадюк Ренара из Волгоградской области от самок и части самцов был получен яд

желтого цвета, а часть самцов продуцировала бесцветный ядовитый секрет. Оказалось, что данные образцы, различающиеся по цвету, по значению ЛД₅₀ статистически значимо не различались, также как и яд разного цвета ренаровых гадюк из Самарской области (табл. 70). Это свидетельствует в пользу того утверждения, что токсичность ядовитого секрета не зависит от его цвета, и, соответственно, от наличия в нем оксидазы L-аминокислот, которая и определяет цвет ядовитого секрета. Здесь же заметим, что яд самцов и самок гадюк Ренара по значению ЛД₅₀ статистически значимо также не различается (гадюки разного пола из Волгоградской области).

Как видно из табл. 70, каких-либо однозначных различий, обусловленных географией мест обитания, в яде восточной степной гадюки особо не наблюдается.

Здесь же можно отметить некоторые особенности токсичности ядовитого секрета гадюки Башкирова. Особи, отловленные на типовой территории (о. Спасский Спасского района Республики Татарстан) и в Кинельском районе Самарской области, продуцировали более токсичный для мышей яд, чем гадюки номинативного подвида (различия в ЛД₅₀ являются статистически значимыми – $t_{\Phi}=3,902$, $P<0,01$).

Таблица 70

ЛД₅₀ (мкг/г) яда восточной степной гадюки из различных пунктов Волжского бассейна (внутрибрюшинное введение, мыши-самцы массой 19–21 г)

Подвид	Место отлова	Пол гадюк и цвет яда	ЛД ₅₀ , мкг/г, <i>M±m</i>
<i>V. r. renardi</i>	Астраханская обл., Красноярский р-н	♂♂+♀♀ желтый	3,01±0,602
	Волгоградская обл., Камышинский р-н	♂♂ желтый	3,20±0,621
		♀♀ желтый	3,23±0,750
		♂♂ бесцветный	2,81±0,424
	Саратовская обл., Хвалынский р-н	♂♂+♀♀ бесцветный	2,74±0,395
	Самарская обл., Волжский р-н	♂♂+♀♀ желтый	3,00±0,367
♂♂+♀♀ бесцветный		2,83±0,389	
Ульяновская обл., Радищевский р-н	♂♂+♀♀ бесцветный	2,82±0,552	
<i>V. r. bashkirovi</i>	Республика Татарстан, Спасский р-н	♂♂+♀♀ желтый	2,44±0,288
	Самарская обл., Кинельский р-н	♂♂+♀♀ бесцветный	2,39±0,377
	Самарская обл., Сергиевский р-н	♀♀ бесцветный	2,96±0,282
	Ульяновская обл., Сенгилеевский р-н	♂♂ желтый	2,87±0,337

В то же время, от гадюк Башкирова из Ульяновской и Самарской областей мы получили секрет, по значению ЛД₅₀ не отличающийся от ЛД₅₀ яда гадюк номинативного подвида *V. r. renardi* ($t_{\Phi}=0,287$, $P>0,05$). Эти вновь обнаруженные местообитания гадюк Башкирова находятся в зоне симпатрического обитания *V. berus* и *V. renardi*. К сожалению, имеющихся экспериментальных данных по токсичности яда гадюк из этих местообитаний недостаточно для формулирования полновесных выводов, но можно сделать некоторые предположения, объясняющие полученную картину данных. Скорее всего, в этих районах происходит более-менее свободный обмен генетическим материалом между двумя видами, и признаки гибридов (в том числе и свойства ядовитого секрета) приближаются к одному из родительских видов.

Средние значения ЛД₅₀ ядовитого секрета, характерные для подвидов гадюк в целом по Волжскому бассейну, мы выделили в отдельную табл. 71. Это позволяет построить сравнительный ряд токсичности ядовитого секрета гадюк для мышей, который в порядке ее возрастания выглядит следующим образом: гадюка Ренара номинативного подвида → гадюка Башкирова → номинативный подвид обыкновенной гадюки → гадюка Никольского. Различия между всеми средними значениями являются статистически значимыми.

Полученные результаты говорят о том, что для мышей наиболее токсичен яд гадюки Никольского, в рационе которой мелкие грызуны составляют почти 100%. Затем по мере снижения токсичности следует яд обыкновенных гадюк номинативного подвида, в рационе которых отмечены и другие пищевые объекты, в частности, земноводные. Далее следует яд гадюки Башкирова с промежуточными между *V. b. berus* и *V. r. renardi* значениями ЛД₅₀. Наименьшую токсичность для мышей показывает ядовитый секрет восточных степных гадюк номинативного подвида: вполне возможно, что это объясняется меньшей долей счет снижения в питании доли мелких грызунов и увеличения доли прямокрылых насекомых и ящериц в рационе. По нашим наблюдениям за питанием молодых гадюк Башкирова также получается, что в условиях неволи процент мышевидных грызунов в их рационе выше такового гадюк номинативного подвида. Полученные результаты говорят о том, что обнаруженные на мышах различия в токсичности яда у исследованных таксонов в общем не противоречат высказанным предположениям о связи пищевых предпочтений гадюк с токсичностью их ядовитого секрета.

Таблица 71

Значения ЛД₅₀ (мкг/г) яда гадюк для мышей при внутрибрюшинном введении

Подвид	<i>M±m</i>
<i>V. b. nikolskii</i>	0,93±0,046
<i>V. b. berus</i>	1,58±0,094
<i>V. r. bashkirovi</i>	2,42±0,025
<i>V. r. renardi</i>	2,96±0,066

Таким образом, результаты токсикометрии на мышах позволяют сделать ряд общих замечаний. Во-первых, и при подкожном, и при внутрибрюшинном введении ядовитого секрета обоих видов гадюк, встречающихся на территории Волжского бассейна, мы не выявили различий в чувствительности самок и самцов мышей к действию яда. Во-вторых, у обоих видов гадюк мы не обнаружили значимых межполовых различий в токсичности яда, который продуцируют самцы и самки. В-третьих, были обнаружены статистически значимые межвидовые различия в токсичности ядов обыкновенной и восточной степной гадюк, как при внутрибрюшинном, так и подкожном введении ядовитого секрета мышам (токсичность яда для мышей у обыкновенной гадюки выше, чем у восточной степной гадюки). В-третьих, статистически значимые подвиговые различия в ЛД₅₀ ядов наблюдаются как у обыкновенной, так и у восточной степной гадюк (токсичность яда для мышей у гадюки Никольского выше, чем у обыкновенной гадюки номинативного подвида, а токсичность яда для мышей у гадюки Башкирова выше, чем у восточной степной гадюки номинативного подвида).

5.3. ФЕРМЕНТАТИВНЫЕ АКТИВНОСТИ В ЯДОВИТОМ СЕКРЕТЕ ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

В одной из предыдущих наших работ (Бакиев и др., 2009) достаточно подробно рассмотрены экспериментальные данные по ферментативным активностям ядовитого секрета обыкновенной гадюки и гадюки Ренара. В настоящем разделе монографии приведены вновь полученные результаты (2009–2014 гг.), позволяющие уточнить и скорректировать общую картину распределения свойств яда гадюк по разным географическим пунктам в пределах Волжского бассейна. Здесь приведены данные по активностям ферментов, полученные при анализе только индивидуальных образцов, которые, в отличие от используемых ранее объединенных образцов, отражают индивидуальные особенности яда у особей из каждого места обитания.

Оксидаза L-аминокислот

Активность оксидазы L-аминокислот определяли с использованием в качестве субстрата L-фенилаланина (Wellner, Lichtenberg, 1971). Реакцию проводили в полипропиленовых микропробирках объемом 1,5 мл.

Реакционная смесь содержала 0,2 мл 0,4 М Трис-НСI буфера (рН 7,5), 0,35 мл физиологического раствора, 0,1 мл раствора каталазы (1 мг/мл), 0,05 мл раствора яда (рабочей концентрации 0,5-0,6 мг/мл). В контрольную пробу вместо раствора яда добавляли 50 мкл физраствора. Реакцию запускали добавлением 0,1 мл 0,04 М раствора L-фенилаланина. Смесь инкубировали в течение 15 минут в термостате при температуре 37°C, при частом и интенсивном механическом встряхивании микропробирок. Реакцию останавливали добавлением 0,2 мл 25% раствора ТХУ и выдерживали 20 мин до полного формирования осадка. Затем пробы центрифугировали в течение 5-6 мин на микроцентрифуге при 6000 об/мин. 0,5 мл супернатанта помещали в пробирки и добавляли 2,5 мл 1 М Трис-боратного буфера (рН 6,5). Полученную смесь выдерживали 30 минут при комнатной температуре, периодически встряхивая содержимое пробирки, после этого измеряли оптическую плотность раствора при длине волны 300 нм на спектрофотометре «Specord UV-VIS» М-40.

За одну единицу активности принимали такое количество фермента, которое давало поглощение 0,030 ед. оптической плотности при 300 нм. Данная единица соответствует количеству фермента, которое в аналогичных условиях катализирует выделение 1 мкл кислорода за 30 минут, измеренное ранее манометрическим способом (Wellner, Meister, 1960). Удельную активность фермента выражали в Е/мг белка в мин.

Прежде всего, рассмотрим цветовые вариации ядовитого секрета обыкновенных гадюк. Ранее указывалось, что яд номинативного подвида обыкновенной гадюки имеет желтую окраску, а яд гадюки Никольского – бесцветный (Milto, Zinenko, 2005). По нашим наблюдениям, гадюки номинативного подвида из всех исследованных нами популяций продуцируют ядовитый секрет ярко-желтого цвета. Это – гадюки, встречающиеся в Новгородской, Вологодской, Московской, Тверской, Нижегородской, Самарской, Ульяновской областях, Пермском крае и республиках Мордовия, Чувашия и Татарстан (Бакиев и др., 2009; Зайцева, 2011). За все время исследований здесь мы ни разу не отмечали бесцветного ядовитого секрета (табл. 72).

Ядовитый секрет, полученный от гадюк с превалирующими внешнеморфологическими признаками гадюки Никольского в основном был бесцветным, но в некоторых случаях мы отмечали и желтоватый ядовитый секрет. Наиболее интересная, на наш взгляд, феноменология отмечена в яде гадюк, обитающих на границе Волжского и Донского бассейнов. Здесь мы отметили районы, в которых гадюки продуцировали как бесцветный, так и желтый яд, но менее интенсивно окрашенный, легко отличимый визуально от ярко-желтого яда гадюк номинативного подвида (Маленев и др., 2010; Зайцева, 2011).

Этот факт отмечен у гадюк, встречающихся в Пензенском районе Пензенской области, Хвалынском и Базарно-Карабулакском районах Саратовской области, относящихся к бассейну Волги у границы с бассейном Дона, а также и в бассейне Дона (Аткарский район Саратовской области, Добровский район Липецкой области) у границы с бассейном Волги (табл. 72). Можно заметить, что соотношение бесцветных и желтоокрашенных образцов яда у гадюк в исследованных популяциях различно: в Хвалынском и Базарно-Карабулакском районах Саратовской области бесцветный яд отмечен лишь у 18,8% гадюк, а у гадюк из Аткарского района Саратовской области и Добровского района Липецкой области это соотношение значительно выше – 87,0%. В Пензенском районе Пензенской области у гадюк также превалирует бесцветный ядовитый секрет – 73,0 %. Исследованные гадюки из Пензенского района Пензенской области обитают на водоразделе Волги и Дона и занимают промежуточное положение между номинативным подвидом и гадюкой Никольского как по совокупности морфологических признаков, так и по свойствам их ядовитого секрета (Маленев и др., 2010).

Из данных табл. 72 следует, что в направлении от Волжского бассейна к Донскому у обыкновенных гадюк наблюдается постепенное изменение соотношения бесцветного и желтого ядовитого секрета – доля желтоокрашенного яда у гадюк снижается, а доля бесцветного – увеличивается. По-видимому, что такая тенденция связана с тем, что в направлении от Волжского бассейна к Донскому в популяциях гадюк все в большей степени начинают усиливаться признаки гадюки Никольского.

Таблица 72

Доли образцов ядовитого секрета разного цвета
у обыкновенных гадюк из разных географических пунктов

Место отлова	Преобладают признаки подвида	<i>n</i>	Цвет яда	% желтых и бесцветных образцов	Речной бассейн
Вологодская, Московская, Нижегородская, Новгородская и Самарская области, Республики Татарстан, Мордовия и Чувашия, Пермский край	<i>V. b. berus</i>	>300	желтый	100%	Волжский
Саратовская область, Хвалынский р-н	<i>V. b. berus</i>	13	желтый	81,2	Волжский у границы с Донским
		3	бесцветный	18,8	
Саратовская область, Базарно-Карабулакский р-н	<i>V. b. berus</i>	13	желтый	81,2	
		3	бесцветный	18,8	
Пензенская область, Пензенский район	<i>V. b. nikolskii</i>	10	желтый	27,0	
		27	бесцветный	73,0	
Саратовская область, Аткарский район	<i>V. b. nikolskii</i>	3	желтый	13,0	Донской у границы с Волжским
		20	бесцветный	87,0	
Липецкая область, Добровский район	<i>V. b. nikolskii</i>	2	желтый	13,3	
		13	бесцветный	86,7	

Примечание: *n* – число проанализированных индивидуальных образцов ядовитого секрета гадюк определенного цвета в выборке.

Известно, что цвет ядовитого секрета зависит от активности оксидазы L-аминокислот, которая является флавопротеидом и требует наличия кофермента – флавинадениндинуклеотида (ФАД), который и определяет цвет ядовитого секрета (Iwanaga, Suzuki, 1977; Tan, Fung, 2010). Оксидаза L-аминокислот широко представлена в ядах многих видов змей (Du, Clemetson, 2002), является мультифункциональным ферментом и оказывает на биологические системы ряд фармакологических эффектов (Tan, Fung, 2010).

Ранее нами было отмечено, что для желтого яда гадюк Волжского бассейна характерна более высокая активность фермента, чем для бесцветного, в котором активность фермента крайне низка или вообще не обнаруживается (Бакиев и др., 2009; Зайцева, 2011).

Мы анализировали активность оксидазы L-аминокислот в индивидуальных образцах яда обыкновенной гадюки из разных мест обитания в пределах Волжского бассейна, а также в Донском бассейне, у водораздела Волги и Дона. Эти результаты сведены в табл. 73 и являются уточненными и дополненными по сравнению с ранее опубликованными (Бакиев и др., 2009), где мы использовали для анализа «объединенные» образцы.

В других исследованных популяциях *V. b. berus* (из республик Мордовия, Чувашия, Московской, Нижегородской и Ульяновской областей) мы также отмечали ярко-желтый ядовитый секрет с высокой активностью оксидазы L-аминокислот (Бакиев и др., 2009; Зайцева, 2011). Эти данные здесь не приведены, т.к. были получены при анализе «объединенных» образцов.

Сравнивая активность фермента в образцах ядовитого секрета самцов и самок в популяциях, мы не выявили между ними статистически значимых различий. По этой причине в табл. 73 представлены средние значения в выборках, объединяющей значения активности фермента в яде самцов и самок.

Таблица 73

Активность оксидазы L-аминокислот (Е/мг белка в мин)
в ядовитом секрете обыкновенных гадюк

Место отлова змей		n	Цвет яда	Активность оксидазы L-аминокислот	
				M±m	min-max
Пермский край	Чердынский р-н	40	желтый	24,5±1,40	10,1–47,3
	Красновишерский р-н	11	желтый	21,6±1,72	11,5–28,8
Самарская обл.	г. Самара	22	желтый	23,8±1,79	12,3–38,2
	Волжский р-н	24	желтый	23,5±1,47	10,5–35,1
	Ставропольский р-н	26	желтый	21,1±1,08	11,7–34,2
Вологодская обл.	Окр. г. Вологда	9	желтый	22,2±1,82	12,1–27,6
Новгородская обл.	Боровичский р-н	25	желтый	19,3±0,62	15,0–25,4
Тверская обл.	Окр. г. Старица	12	желтый	21,2±1,51	12,7–29,7
Республика Татарстан	Лаишевский и Лениногорский р-ны	30	желтый	23,0±0,61	17,1–29,3
Пензенская обл.	Пензенский р-н*	10	желтоватый	7,5±0,70	5,4–12,4
		27	бесцветный	0,2±0,06	0,0–1,1
Саратовская обл.	Хвалынский р-н	13	желтоватый	11,5±1,68	1,3–23,3
		3	бесцветный	0,2±0,23	0,0–0,7
	Алексеевский р-н	13	желтоватый	9,0±1,20	4,2–18,5
		3	бесцветный	0,2±0,03	0,0–0,3
	Аткарский р-н*	3	желтоватый	5,0±0,27	4,5–5,3
		20	бесцветный	0,2±0,06	0,0–0,7
Липецкая обл.	Добровский р-н*	2	желтоватый	3,5±0,08	3,4–3,6
		13	бесцветный	0,2±0,09	0,0–0,9

Примечание: n – общее число проанализированных индивидуальных образцов ядовитого секрета гадюк в исследуемых популяциях; * – гадюки с преобладающими морфологическими признаками *V. b. nikolskii*.

Как видно из табл. 73, средние значения активности оксидазы L-аминокислот в образцах яда меняются от максимальных значений – 24,5 Е (ярко-желтый яд гадюк номинативного подвида обыкновенной гадюки из Пермского края) до минимальных – 0,2 Е (бесцветный яд гадюки Никольского из Пензенской, Саратовской и Липецкой областей). В большинстве образцов бесцветного яда активность фермента вообще не обнаруживалась, а значение активности 0,2 Е / мг белка в мин можно считать на грани обнаружения в пределах ошибки опыта.

Общий уровень активности оксидазы L-аминокислот в яде гадюк номинативного подвида существенно выше такового в яде гадюк Никольского. Данные по активности оксидазы L-аминокислот подтверждают высказанное предположение о том, что свойства ядовитого секрета у гадюк постепенно меняются в направлении от Волжского бассейна к Донскому по мере усиления у гадюк признаков гадюки Никольского. В этом направлении снижается и доля желтоокрашенного ядовитого секрета, и активность в нем оксидазы L-аминокислот. Дополнительным аргументом в пользу этого предположения является тот факт, что на границе Волжского и Донского бассейнов обнаружен ряд местообитаний, в которых гадюки продуцируют как желтый, так и бесцветный ядовитый секрет, свойства которого имеют промежуточные значения между ядом *V. b. berus* и *V. b. nikolskii*.

Протеолитические ферменты

Протеолитическую активность яда обыкновенной гадюки определяли по гидролизу казеината натрия (Murata et al., 1963). Таким образом, в дальнейшем речь пойдет о казеинолитической активности ядовитого секрета обыкновенных гадюк. По данным литературы, в яде обыкновенной гадюки преобладают сериновые протеазы (75% активности), а остальные 25% приходится на активность металлопротеиназ (Siigur et al., 1979).

В качестве субстрата использовали 2%-ный раствор казеината натрия в 0,4 М Трис-НСl - буфере (рН 8,2).

Реакционную смесь, состоящую из 0,3 мл раствора яда и 0,3 мл субстрата, инкубировали в термостате при температуре 37°C в течение 30 минут (по секундомеру). Реакцию останавливали добавлением 0,6 мл 5%-ного раствора трихлоруксусной кислоты (ТХУ). Полученную смесь выдерживали 20 мин. для полного формирования осадка. После чего пробы в течение 10 мин центрифугировали на микроцентрифуге при 6000 об/мин и отбирали 0,5 мл супернатанта для анализа. В каждую пробу добавляли 2,5мл 0,5 М Na₂CO₃ и 0,5мл 0,5 N реактива Фолина, пробы перемешивали и оставляли на 20 минут для развития окраски. Далее измеряли оптическую плотность проб на фотоэлектроколориметре КФК-2МП при длине волны 670 нм в кюветах 5 мм. В качестве раствора сравнения использовали контрольные пробы.

Протеолитическую активность (ПА) вычисляли по формуле:

$$ПА = D \times m \times 181 / TЭ \times 30 \times v,$$

где:

D – оптическая плотность раствора при длине волны 670 нм;

m – разведение препарата (1+1+2)×(0,5+2,5+0,5)=10,5;

181 – молекулярный вес тирозина;

TЭ – тирозиновый эквивалент, определяемый по калибровочному графику (tg угла наклона прямой), мл/мкмоль;

30 – время гидролиза, мин;

v – количество белка, мг.

Удельную протеолитическую (казеинолитическую) активность выражали в мкг тирозина, образовавшегося за 1 мин в расчете на 1 мг белка (мкг тирозина/мг белка в мин).

Токсический эффект яда гадюковых змей достигается за счет гемолитического и цитолитического действия ферментов (главным образом, гидролаз). Присутствующие в ядах

гадюк системы протеолитических ферментов обладают трипсино-, тромбино-, и калликреиноподобным эффектом, определяют своеобразие интегральной картины отравления, ускоряя и усиливая ее (Гелашвили, Исаева, 1995). Результатом действия энзиматической составляющей яда гадюк являются местные повреждения тканей, геморрагические отеки, некрозы, обусловленные как повышением сосудистой проницаемости, так и нарушениями в свертывающей системе крови. Под действием ферментов яда гадюк из тканей высвобождаются биологически активные пептиды (гистамин, брадикинин, эндорфин и др.), вызывающие болевые ощущения в месте укуса, снижение артериального давления и увеличения проницаемости сосудов. Нарушения в свертывающей системе крови обусловлены фибринолитическим и коагулирующим действием яда (Орлов, Вальцева, 1977; Орлов, Гелашвили, 1985; Орлов и др., 1990).

Результаты определения активности протеаз в индивидуальных образцах яда обыкновенной гадюки из Волжского бассейна и сопредельных территорий сведены в табл. 74.

Из данных, приведенных в табл. 74, видно, что средние значения активности протеаз в яде гадюк номинативного подвида выше таковых в яде гадюки Никольского. Функциональная роль установленных различий в активности фермента пока неясна, но эти различия вполне уместно использовать при подвидовой идентификации гадюк, которая, как показывает опыт, в поволжских популяциях бывает затруднена.

Таблица 74

Активность протеолитических ферментов (мкг тирозина/мг белка в мин) в индивидуальных образцах яда обыкновенной гадюки из Волжского бассейна и сопредельных территорий

Место отлова змей		<i>n</i>	Цвет яда	Активность протеаз	
				<i>M±m</i>	<i>min-max</i>
Пермский край	Чердынский	40	желтый	19,1±0,97	9,8–34,0
	Красновишерский	11	желтый	22,1±1,74	14,1–32,6
Самарская обл.	г. Самара	44	желтый	20,3±1,14	8,4–37,9
	Волжский	24	желтый	15,8±1,48	5,2–32,9
	Ставропольский	30	желтый	11,4±0,64	4,3–22,8
Вологодская обл.	окр. г. Вологда	9	желтый	21,7±2,31	12,5–32,2
Новгородская обл.	Боровичский	25	желтый	15,6±1,04	8,3–29,1
Тверская обл.	окрестности г. Старица	12	желтый	12,3±1,37	5,0–22,8
Республика Татарстан	Лаишевский, Зеленодольский	30	желтый	17,1±0,72	10,7–27,7
Пензенская обл.	Пензенский	10	желтоватый	9,4±0,79	5,0–13,1
		27	бесцветный	9,4±0,46	5,2–15,3
Саратовская обл.	Хвалынский	13	желтоватый	6,8±0,87	3,3–14,7
		3	бесцветный	5,6±0,81	4,2–7,0
	Алексеевский	13	желтоватый	7,0±0,46	3,5–10,0
		3	бесцветный	5,8±1,18	3,8–7,9
	Аткарский	3	желтоватый	6,9±1,64	3,7–8,9
		20	бесцветный	8,2±0,61	4,4–13,6
Липецкая обл.	Добровский	2	желтоватый	5,2±0,37	4,8–5,6
		13	бесцветный	6,3±0,36	4,1–8,4

Общие замечания о ферментативных активностях яда

Ниже для сравнения приведены данные по яду обыкновенных гадюк из некоторых районов Украины. Образцы для анализа были любезно предоставлены А.И. Зиненко (табл. 75).

Таблица 75

Активности ферментов в яде обыкновенных гадюк из бассейна Дона (Украина)

Место отлова змей	Подвид	Цвет яда	Активность протеаз, мкг тирозина/мг белка в мин		Активность оксидазы L-аминокислот, Е/мг белка в мин	
			$M \pm m$	$min-max$	$M \pm m$	$min-max$
Харьковская обл., Змиевский р-н	<i>V. b. nikolskii</i>	желтоватый	2,7±0,21	2,1–3,0	4,5±1,28	3,2–5,8
Кировоградская обл., Знаменский р-н		бесцветный	7,3±0,31	6,5–8,3	0,0±0,00	0,0–0,0
Киевская обл., Бориспольский р-н	<i>V. b. berus</i>	желтый	13,3±0,74	12,4–14,7	–	–
Черниговская обл., Ичнянский р-н		желтый	13,2±0,39	12,5–13,8	–	–

Как видно из табл. 75, и за пределами Волжского бассейна обнаруживаются аналогичные различия в активности ферментов яда исследуемых подвидов гадюк: отсутствие активности оксидазы в бесцветных образцах яда гадюки Никольского, низкие ее значения в желтоватых образцах, а также более высокие значения активности протеаз в яде гадюк номинативного подвида. Отметим также, что у гадюк из Харьковской области встречается ядовитый секрет желтоватого цвета. Это свидетельствует о том, что и в этих районах обитания в яде гадюк Никольского обнаруживаются некоторые признаки, характерные номинативному подвиду.

Ранее считалось, что наиболее «чистые» популяции гадюки Никольского встречаются в бассейне Дона на Украине (Mito, Zinenko, 2005). Впоследствии А.И. Зиненко с соавторами уточнил эту позицию: еще более «чистыми» популяции встречаются западнее – в Румынии и Молдове (Zinenko et al, 2010).

Таким образом, сравнительный анализ ферментативных активностей ядовитого секрета двух подвидов обыкновенной гадюки, встречающихся в Волжском бассейне, позволяет сделать два обобщения.

Во-первых, ядовитый секрет исследуемых подвидов различается по цвету и активностям исследованных ферментов. Яд гадюк с превалирующими признаками номинативного подвида в 100% случаев был ярко-желтого цвета с высокой активностью оксидазы L-аминокислот. Яд гадюк Никольского, встречающихся на водоразделе Волги и Дона, а также в Донском бассейне, в большинстве случаев являлся бесцветным, и активность оксидазы в нем совсем или почти не отмечена. В ряде исследованных районов отмечены гадюки с превалирующими признаками гадюки Никольского, но продуцирующие желтоватый по цвету ядовитый секрет с промежуточными значениями активности оксидазы L-аминокислот между ярко-желтым и бесцветным ядами. В Волжском бассейне, у границы с Донским бассейном, выявлены районы, относящиеся к ареалу номинативного подвида с превалирующими признаками последнего (Хвалынский и Базарно-Карабулакский районы Саратовской области); отловленные здесь гадюки в 18,8% случаев продуцировали бесцветный ядовитый секрет.

Во-вторых, при анализе протеолитической активности ядовитого секрета обыкновенной гадюки также выявлены подвидовые различия. В яде гадюк с четко выраженными признаками номинативного подвида отмечена более высокая активность фермента (до 37,9 мкг тирозина / мг белка в мин), чем в яде гадюки Никольского (15,3 и менее).

На наш взгляд, изменчивость параметров ядовитого секрета обыкновенной гадюки из разных пунктов бассейна Волги отражает разное соотношение признаков исследуемых подвидов в конкретном районе обитания гадюк. Весьма вероятно, что сложная и запутанная картина смешения признаков номинативного и лесостепного подвидов в поволжских

популяциях гадюк обусловлена существованием обширной зоны интерградации подвидов. Дополнительным аргументом в пользу этих предположений является континуальный характер выявленных нами изменений свойств ядовитого секрета и наличие на границе Волжского и Донского бассейнов мест, где гадюки продуцируют ядовитый секрет с промежуточными свойствами.

Сопоставление этих данных с результатами определения токсичности яда гадюк на мышцах и лягушках говорит о том, что яд гадюки Никольского, несмотря на низкий уровень активности протеаз и оксидазы L-аминокислот, показывает более высокую токсичность для мышечной и лягушечной ткани, чем яд гадюк номинативного подвида. Подобное соотношение токсичности и активности протеолитических ферментов отмечалось и ранее. На яде девяти подвидов гремучников *Crotalus oreganus* и *C. viridis* установлена слабая корреляция ($r=0,30$) токсичности и активности металлопротеиназ – наиболее токсичный для мышечной ткани яд обладал наименьшей активностью металлопротеиназ, и наоборот (Mackessy, 2010).

Подводя итог рассмотрению собственных экспериментальных результатов, необходимо остановиться на результатах других исследователей на яде тех же подвидов гадюки. В ядовитом секрете гадюки Никольского (впервые в яде гадюк) обнаружены две гетеродимерные фосфолипазы A₂ (Ramazanova et al., 2008). Исследование биологической активности гетеродимерных фосфолипаз показало, что они обладают пресинаптической нейротоксической активностью. Каждая фосфолипаза A₂ (HDP-1 и HDP-2) состоит из мономерных субъединиц: гидрофобной щелочной энзиматической субъединицы HDP-1P (м.м. 13798 кДа) и HDP-2P (13827 кДа), соответственно, и кислой субъединицы HDP-1n, лишённой ферментативной активности. Ферментативно активные субъединицы HDP-1P и HDP-2P проявляли более высокую по сравнению с гетеродимерами биологическую активность – обладали более высокой ферментативной и антикоагулянтной активностью и более эффективно ингибировали агрегацию тромбоцитов. В то же время, кислая субъединица HDP-1n была практически лишена биологической активности. Авторы отмечают, что подобные токсины в яде *V. b. berus* не обнаружены.

Таким образом, наличие нейротоксической составляющей в яде гадюки Никольского является принципиальным отличием его от яда гадюк номинативного подвида. Вполне может быть, что это и является основной причиной более высокой токсичности яда гадюки Никольского для позвоночных животных.

5.4. ПЕПТИДНЫЙ СОСТАВ ЯДА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

Ранее нами (Бакиев и др., 2009) достаточно подробно рассмотрены пептидные спектры образцов яда гадюк разных подвидов из разных пунктов Волжского бассейна. Здесь мы приведем лишь некоторые выводы, следующие из анализа пептидного состава разных образцов ядовитого секрета обыкновенной гадюки.

Пептидный состав образцов ядовитого секрета анализировали с помощью электрофореза в пластинах полиакриламидного геля (ПААГ). Электрофоретическое разделение проводили по методу Лэммли (Laemmli, 1970) в вертикальных пластинах ПААГ (толщина пластины – 0,75 мм, размер – 80×140 мм) с использованием 0,025 М Трис-глицинового электродного буфера (pH=8,3) в присутствии 0,1% SDS и 3 мМ ЭДТА. Концентрация акриламида в разделяющем геле составляла 12,5%, в концентрирующем – 5%. Солюбилизатор, в котором растворяли навеску сухого ядовитого секрета, состоял из 0,06 М Трис-HCl буфера (pH 6,6), 2% SDS, 5% β-меркаптоэтанола и 10% глицерина. Далее образцы инкубировали 5 мин в горячей воде для лучшего растворения пептидов. Концентрация яда в солюбилизаторе составляла 10 мг/мл. В ячейки геля вносили 5 мкл раствора яда, что с учетом концентрации белка в яде составляло 40-45 мкг белка.

После электрофореза белки в геле фиксировали 20% трихлоруксусной кислотой (ТХУ), отмывали водой, окрашивали 0,1% Coomassie G-250 в растворе метанол – уксусная кислота – вода (40:8:52) не менее 3-х часов, отмывали смесью метанол – уксусная кислота – вода – глицерин (40:8:50:2) и высушивали на воздухе между двух слоев целлулоидной пленки. Перед высушиванием гели сканировали для определения содержания и молекулярных весов пептидов с помощью программы Gel Pro Analyser.

Подвидовые особенности пептидного состава

На рисунке 88 представлены пептидные спектры исследуемых подвидов гадюк. Можно заметить, что пептидный состав ядовитого секрета двух подвидов обыкновенной гадюки имеет и общие черты, и отличия. В яде номинативного подвида *V. b. berus* визуально обнаруживаются 7 основных пептидов, а в яде гадюки Никольского *V. b. nikolskii* – 6, причем 4 пептида присутствуют в обоих образцах и имеют одинаковую молекулярную массу. У гадюки Никольского отсутствует пептид с молекулярной массой 66.0 кДа и вместо пептида 16.8 кДа (как у номинативного подвида) обнаружен более «легкий» пептид массой 15.5 кДа. При этом его количество достигает 40–45% от общего белка в пробе, что позволяет говорить о нем как об основном (мажорном) пептиде, характерном для яда *V. b. nikolskii* (Зайцева, 2009).

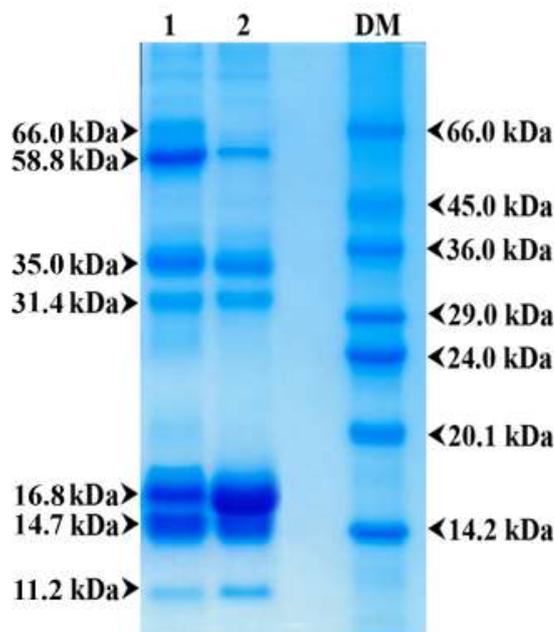


Рис. 88. Картина электрофоретического разделения пептидов ядовитого секрета обыкновенной гадюки: 1 – *V. b. berus*, 2 – *V. b. nikolskii*, DM – смесь маркерных белков

Индивидуальные и половые особенности пептидного состава

Внутрипопуляционные различия полипептидного состава яда мы исследовали также электрофорезом в ПААГ, но на «индивидуальных» образцах ядовитого секрета гадюк из одного локалитета. На рисунках 89 и 90 приведены картины распределения в ПААГ пептидов яда самцов и самок (на примере популяций с превалированием признаков *V. b. berus* из Самарской области и *V. b. nikolskii* – из Пензенской). Можно заметить, что половые различия в пептидном составе отсутствуют как в яде гадюк *V. b. berus*, так и *V. b. nikolskii*. Некоторые различия обнаруживаются лишь в количественном содержании отдельных пептидов.

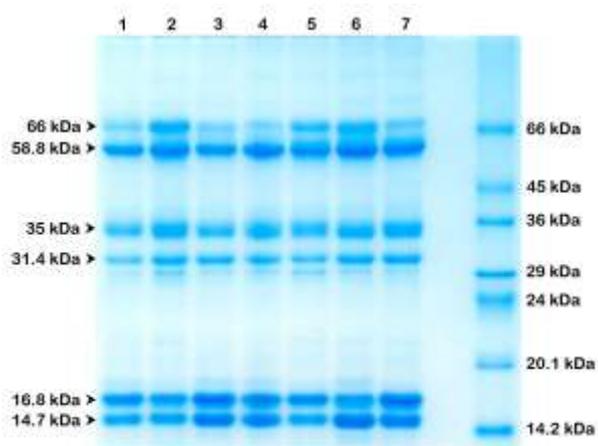


Рис. 89. Электрофореграмма ядовитого секрета гадюк из г. Самары: 1–3 – самки, 4–7 – самцы); в правой колонке указаны молекулярные веса маркерных белков, в левой – молекулярные массы исследуемых пептидов

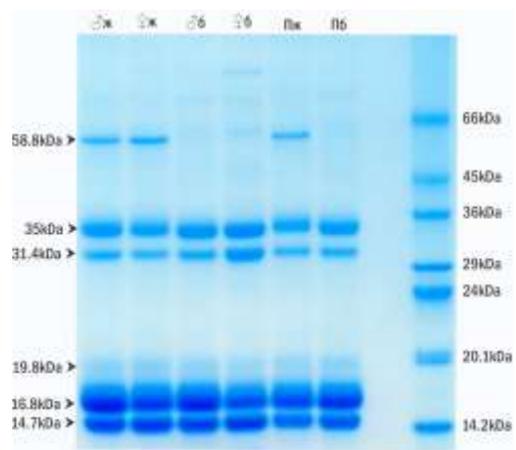


Рис. 90. Электрофореграмма ядовитого секрета обыкновенных гадюк из Пензенского р-на Пензенской области: ♂ж – яд желтого цвета, самец; ♀ж – яд желтого цвета, самка; ♂б – бесцветный яд, самец; ♀б – бесцветный яд, самка; Пж – «объединенный» образец яда желтого цвета; Пб – «объединенный» образец бесцветного яда; в правой колонке указаны молекулярные веса маркерных белков, в левой – молекулярные массы исследуемых пептидов

Аналогичные результаты были получены и на образцах яда гадюк из других исследованных районов Волжского бассейна. По-видимому, различия в количественном содержании отдельных пептидов обусловлены индивидуальной изменчивостью признаков особей в популяции и определяют различную активность ферментов в яде. Но на примере многих исследованных районов Волжского бассейна мы не обнаружили у обыкновенных гадюк половых различий – как в активности ферментов яда, так и в его пептидном составе.

Особого внимания заслуживает рассмотрение пептидного состава ядовитого секрета гадюк из «пензенской» популяции на границе Волжского и Донского бассейнов, гадюки в которой по совокупности морфологических признаков занимают промежуточное положение между вышеуказанными подвидами (Маленев и др., 2010). Ранее уже упоминалось, что значения активности оксидазы L-аминокислот в яде гадюк из этой популяции варьируют от нуля до 12,4 Е/мг белка мин. Этот факт связан с тем, что одни особи в данной популяции продуцируют бесцветный, другие – светло-желтый ядовитый секрет.

На рис. 90 приведен пептидный состав ядовитого секрета разного цвета, который встречается и у самцов, и у самок. Для сравнения приведены картины распределения пептидов в «объединенных» образцах желтого и бесцветного ядов гадюк «пензенской» популяции. Из рисунка видно, что пептидный состав желтого яда у самцов и самок идентичен и не отличается от такового в «объединенном» образце. Различия не обнаруживаются и в образцах бесцветного яда. Однако между собой желтоокрашенный и бесцветный яд различаются при анализе как «индивидуальных», так и «объединенных» образцов: в бесцветном ядовитом секрете отсутствует пептид с молекулярной массой 58.8 кДа, который обнаруживается в лишь желтоокрашенном яде. Полученные нами результаты не противоречат литературным данным, т.к. различия пептидного состава в образцах яда разного цвета отмечены также и у других видов ядовитых змей (Johnson et al., 1987).

Особенности пептидного состава ядовитого секрета разной окраски

Выше мы уже не раз отмечали, что обыкновенные гадюки в популяциях Волжского бассейна продуцируют ядовитый секрет разной окраски: ярко-желтый, желтоватый и бесцветный, и показали: чем интенсивнее желтая окраска ядовитого секрета, тем выше в нем активность оксидазы L-аминокислот.

Особенности пептидного состава ядовитого секрета разной интенсивности желтой окраски представлены на рис. 91. Образцы ядовитого секрета 1–9 на электрофореграмме расположены слева направо по мере снижения активности оксидазы L-аминокислот и уменьшения интенсивности желтой окраски. Здесь представлены три группы образцов: 1–3 – образцы яда *V. b. berus* (Пермский край, Нижегородская и Самарская области) ярко-желтого цвета, с высокой активностью оксидазы L-аминокислот; 4–6 – образцы бледно-желтого яда от гадюк, отловленных на границе Волжского и Донского бассейнов – в Пензенской и Саратовской областях, где у гадюк в яде мы отмечали промежуточные значения активности оксидазы L-аминокислот *V. b. berus* и *V. b. nikolskii*; 7–9 – образцы бесцветного яда *V. b. nikolskii* из Саратовской, Липецкой и Пензенской областей, в которых активность оксидазы L-аминокислот не обнаруживается. Можно заметить, что на электрофореграмме снижение интенсивности желтой окраски и уменьшение активности оксидазы L-аминокислот яда сопровождается уменьшением количества пептида массой 58.8 кДа. Его максимум (12–16%) отмечен в образцах 1–3 (яд желтого цвета с высокой активностью оксидазы L-аминокислот). В образцах 7–9 (бесцветный яд гадюки Никольского из популяций Пензенской, Липецкой и Саратовской областей), где активность оксидазы L-аминокислот не обнаруживается, пептид 58.8 кДа также полностью отсутствует. В образцах 4–6 (яд желтоватого цвета с промежуточными значениями активности оксидазы L-аминокислот из популяций гадюк на границе Волжского и Донского бассейнов) количество пептида (4–6%) также занимает промежуточное значение (рис. 91). Характер зависимости активности оксидазы L-аминокислот от содержания пептида 58.8 кДа в образцах представлен на рисунке 92.

Результаты, приведенные на рис. 91 и 92, показывают, что чем выше в образце яда содержание пептида массой 58.8 кДа, тем выше активность оксидазы L-аминокислот и, соответственно, интенсивнее желтая окраска ядовитого секрета. Коэффициент корреляции данных величин равен $0,97 \pm 0,07$ и статистически значимо отличается от нуля ($t_{\phi} = 13,82$, $P < 0,001$).

Ранее нами (Бакиев и др., 2009) было высказано предположение, что пептид массой 58.8 кДа является субъединицей оксидазы L-аминокислот. Оксидаза L-аминокислот обычно составляет 1–4% от массы яда и состоит из двух идентичных субъединиц, молекулярная масса каждой составляет у разных видов 57–68 кДа (Tan, Fung, 2010). В частности, для обыкновенной гадюки молекулярная масса субъединицы хроматографическими методами определена как 55.7 кДа, а масса димера составляет 126 кДа (Samel et al, 2006).

По нашим данным, в денатурирующих условиях разделения, получается, что обе одинаковые субъединицы фермента локализованы в одной полосе с массой 58.8 кДа (рис. 91). Максимальное содержание этого пептида на электрофореграмме мы определили как 16%, (двойное количество одиночных субъединиц), следовательно, содержание фермента в нативном яде вдвое меньше, т.е. на уровне 8%. Таким образом, схожая молекулярная масса, относительное количество данного пептида в ядовитом секрете и его пропорциональная зависимость от активности оксидазы L-аминокислот позволяют высказать предположение, что пептид 58.8 кДа может являться компонентом комплекса «оксидаза L-аминокислот – ФАД», а именно – мономером оксидазы L-аминокислот.

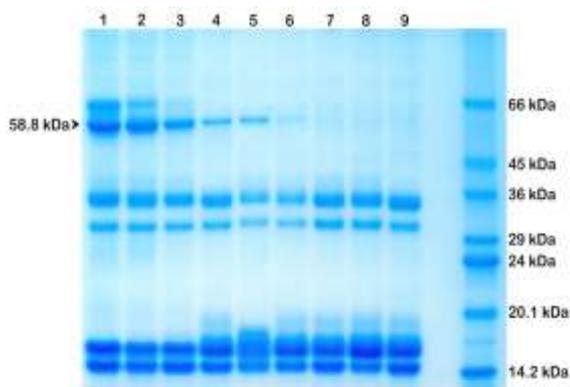


Рис. 91. Электрофореграмма образцов ядовитого секрета разной окраски: 1 – Пермский край; 2 – Нижегородская область; 3 – Самарская область; 4 – Пензенская область; 5 – Хвалынский район Саратовской области; 6 – граница Пензенской и Саратовской областей; 7 – Аткарский район Саратовской области; 8 – Липецкая область; 9 – Пензенская область; в правой колонке приведены молекулярные массы маркерных белков, в левой – масса исследуемого пептида

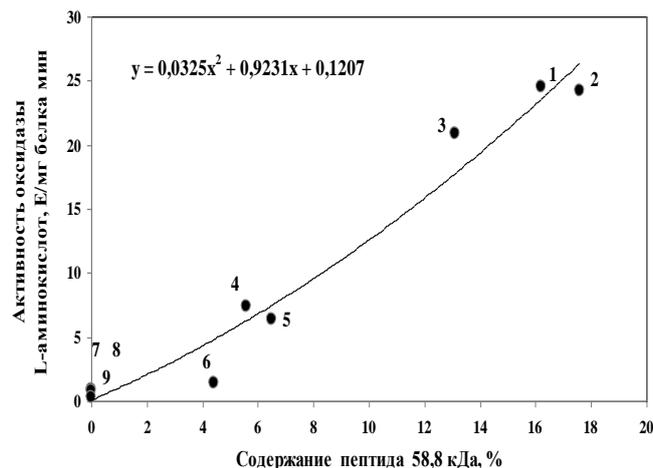


Рис. 92. Зависимость активности оксидазы L-аминокислот от содержания пептида 58.8 кДа в яде: 1 – Пермский край; 2 – Нижегородская область; 3 – Самарская область; 4 – Пензенская область; 5 – Хвалынский район Саратовской области; 6 – граница Пензенской и Саратовской областей; 7 – Аткарский район Саратовской области; 8 – Липецкая область; 9 – Пензенская область

Общие замечания о пептидном составе

1. В исследованных локалитетах Волжского бассейна нам не удалось отметить каких-либо различий в пептидном составе яда самцов и самок обыкновенных гадюк.

2. Пептидные спектры образцов ядовитого секрета двух подвидов обыкновенной гадюки различаются между собой – каждому из исследованных подвидов обыкновенной гадюки свойственен свой специфический набор пептидов определенной молекулярной массы.

3. У обыкновенных гадюк в образцах яда разного цвета пептидный состав различается. Эти различия обусловлены наличием в желтоокрашенном яде пептида массой 58.8 кДа и его отсутствием в бесцветных образцах. На основании полученных результатов было высказано предположение, что данный пептид может являться субъединицей фермента оксидазы L-аминокислот.

Полученные данные по электрофоретическому разделению пептидов ядовитого секрета обыкновенных гадюк с большой территории Волжского бассейна хорошо согласуются с результатами определения ферментативных активностей в яде и подтверждают существование различий в свойствах яда, обусловленных не столько географическим удалением популяций, сколько разной подвидовой принадлежностью гадюк.

5.5. НАПРАВЛЕННОСТЬ ИЗМЕНЕНИЙ СВОЙСТВ ЯДА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ В ВОЛЖСКОМ БАССЕЙНЕ

Анализ межподвидовых и межпопуляционных различий в свойствах ядовитого секрета обыкновенных гадюк из разных точек, на наш взгляд, подтверждает предположение

о существовании в Волжском бассейне обширной зоны интерградации исследуемых подвидов (Зиненко, 2003). Свойства ядовитого секрета гадюк из разных точек бассейна Волги отражают разную степень выраженности признаков обоих подвидов в поволжских популяциях обыкновенных гадюк.

Как было показано выше, ядовитый секрет двух исследуемых подвидов различается по всем исследованным нами параметрам (токсичность, активность двух ключевых ферментов, пептидный состав). Эти подвиды в настоящее время генетически не изолированы, а следовательно, способны к обмену генетическим материалом. Интрогрессивная гибридизация (вторичная интерградация) предполагает превращение аллопатрических популяций в парапатрические (или даже в симпатрические) в результате интенсивного обмена генами, а смешанная популяция при этом образует гибридную зону на фоне ослабления репродуктивной изоляции. При исследовании изменчивости свойств ядовитого секрета обыкновенных гадюк в пределах Волжского бассейна мы выявили все три возможных варианта популяций со сходными свойствами ядовитого секрета.

1. Группа популяций гадюк с превалирующими признаками *V. b. berus*, у которых мы в 100% случаев отмечаем яд ярко-желтого цвета, с наиболее высокими активностями протеолитических ферментов и оксидазы L-аминокислот, со специфическим набором пептидов (*V. b. berus*-тип).

2. Группа популяций гадюк с превалирующими признаками *V. b. nikolskii*, которые встречаются за пределами Волжского бассейна. В Волжском бассейне наиболее близки к гадюке Никольского обыкновенные гадюки, встречающиеся на границе Волжского и Донского бассейнов. Яд гадюк из этой группы характеризуется превалированием бесцветного яда с низкими значениями активностей ферментов и характерным пептидным спектром (*V. b. nikolskii*-тип);

3. Группа популяций гадюк *V. b. berus-V. b. nikolskii*, продуцирующих яд с промежуточными значениями ферментативных активностей и токсичности. Данная группа встречается на границе Волжского и Донского бассейнов, и в нее попадают гадюки с разной степенью выраженности признаков того или иного подвида. В частности, у гадюк из Хвалынского и Базарно-Карабулакского районов Саратовской области (наиболее южные точки ареала обыкновенной гадюки в Волжском бассейне) превалируют признаки номинативного подвида, а ядовитый секрет попадает в эту группу с промежуточными значениями токсичности и активности ферментов. В то же время пептидный состав их ядовитого секрета схож с таковым у *V. b. nikolskii*. К этой группе можно отнести и гадюк из Пензенской области, которые по ряду морфологических признаков и свойствам яда занимают промежуточное положение между исследуемыми подвидами (Маленев и др., 2010). При этом пептидный состав их ядовитого секрета не отличается от такового у *V. b. nikolskii*. Обнаружение в поволжских популяциях данной группы гадюк с промежуточными свойствами ядовитого секрета подтверждает отсутствие четкой границы распространения указанных подвидов, которая, тем не менее, проходит в исследованных районах примерно по границе бассейна Волги и Дона и свидетельствует в пользу существования на границе Волжского и Донского бассейнов ярко выраженной переходной (гибридной) зоны указанных подвидов (рис. 93).

Если обратить внимание на географическую привязку популяций, то здесь просматривается общая тенденция: в направлении от Волжского бассейна к Донскому в популяциях гадюк наблюдается изменение ряда свойств ядовитого секрета:

1) изменение окраски ядовитого секрета – по направлению к водоразделу Волги и Дона доля желтоокрашенного яда в локалитетах снижается, а процент бесцветных образцов увеличивается;

2) в этом же направлении снижается активность протеолитических ферментов и оксидазы L-аминокислот;

3) пептидный состав ядовитого секрета меняется с *V. b. berus*-типа на *V. b. nikolskii*.

5.6. ФЕРМЕНТАТИВНЫЕ АКТИВНОСТИ В ЯДЕ ВОСТОЧНОЙ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ

Vipera renardi renardi

В данном подразделе представлены результаты определения ферментативных активностей (протеаз и оксидазы L-аминокислот) в индивидуальных образцах яда гадюки Ренара (восточной степной гадюки) номинативного подвида. В работе использовали 140 образцов ядовитого секрета *V. r. renardi*, собранных в 2009–2014 гг. из разных районов Волжского бассейна (табл. 76). Отметим, что 4 образца яда были получены от гадюк, отловленных на типовой территории *V. renardi* – в окрестностях бывшей немецкой колонии Сарепта, которая сейчас территориально относится к Красноармейскому району Волгограда.

Таблица 76

Места отлова *V. r. renardi*

Область	Район, близлежащий населенный пункт	<i>n</i>
Астраханская	Красноярский р-н, пос. Досанг	39
Волгоградская	Камышинский р-н, с. В. Добринка	20
	Красноармейский район г. Волгоград	4
Саратовская	Хвалынский р-н, с. Апалиха	24
Самарская	Шигонский р-н, с. Климовка	5
	Волжский р-н, с. Яблонный овраг	13
Ульяновская	Радищевский р-н, с. Вязовка	35

По аналогии с представлением экспериментального материала по яду обыкновенной гадюки, остановимся на цвете ядовитого секрета *V. r. renardi* из Поволжья. Среди образцов яда гадюк из всех исследованных районов мы отмечали как желтый, так и бесцветный ядовитый секрет. Соотношение этих образцов у гадюк из разных мест обитания различно и приведено в табл. 77. Можно заметить, что в южных регионах (Астраханская и Волгоградская области) у гадюк преобладает желтоокрашенный яд, а в более северных (Саратовская, Самарская и Ульяновская области) – бесцветный. В направлении с юга на север доля желтоокрашенного яда в выборках постепенно снижается и возрастает доля бесцветного.

Таблица 77

Распределение желтых и бесцветных образцов яда *V. r. renardi* в Волжском бассейне

Место отлова	<i>n</i>	Цвет яда	% желтых и бесцветных образцов
Астраханская область	32	жёлтый	82,1
	7	бесцветный	17,9
Волгоградская область (Камышинский район)	16	жёлтый	80,0
	4	бесцветный	20,0
Волгоградская область (окрестности г. Волгоград)	3	жёлтый	75,0
	1	бесцветный	25,0
Саратовская область	2	жёлтый	8,3
	22	бесцветный	91,7
Самарская область	5	жёлтый	27,8
	13	бесцветный	72,2
Ульяновская область	9	жёлтый	25,7
	26	бесцветный	74,3

Напомним, что цвет ядовитого секрета зависит от наличия оксидазы L-аминокислот: чем выше ее активность, тем интенсивнее желтая окраска яда, а в бесцветных образцах ее активность не обнаруживается. Значения активности оксидазы L-аминокислот в индивидуальных образцах ядовитого секрета восточных степных гадюк из указанных выше мест отлова отражены в табл. 78. Здесь также использованы данные, частично опубликованные нами ранее (Бакиев и др., 2008, 2009; Ширяева, 2011; Маленёв и др., 2014). Из табл. 78 видно, что статистически значимые различия активности оксидазы L-аминокислот в яде самцов и самок не выявлены ни в одном из исследованных нами пунктов ареала. Отсутствие половых различий в активности ферментов яда были отмечены нами ранее и в ядовитом секрете обыкновенных гадюк. Поэтому при анализе географических особенностей яда *V. r. renardi* мы использовали выборки, объединяющие результаты, полученные на яде самцов и самок. Из-за малочисленности выборок образцов яда из Волгограда в таблице приведены средние результаты без разделения значений в яде самцов и самок. То же самое можно отметить для образцов яда гадюк из Саратовской области (в выборке присутствовали всего лишь два образца желтого цвета, которые были получены от самцов).

Таблица 78

Активность оксидазы L-аминокислот (Е/мг белка в мин) в ядовитом секрете *V. r. renardi*

Место отлова	Пол	n	Активность оксидазы L-аминокислот		t_{ϕ}	P
			$M \pm m$	lim		
Астраханская область	♂♂	18	4,9±0,74	0,0–10,4	1,278	>0,05
	♀♀	21	3,5±0,79	0,0–14,5		
	♂♂+♀♀	39	4,2±0,55	0,0–14,5	–	–
Волгоградская область (Камышинский район)	♂♂	13	7,1±2,00	0,0–19,7	0,069	>0,05
	♀♀	7	7,3±1,23	4,4–13,5		
	♂♂+♀♀	20	7,2±1,35	0,0–19,7	–	–
Красноармейский район г. Волгоград и его окрестности	♂♂+♀♀	4	3,2±2,09	0,0–9,1	–	–
Саратовская область	♂♂+♀♀	24	0,3±0,25	0,0–5,7	–	–
Самарская область	♂♂	10	1,0±0,71	0,0–6,2	0,843	>0,05
	♀♀	8	2,2±1,26	0,0–8,6		
	♂♂+♀♀	18	1,6±0,68	0,0–8,6	–	–
Ульяновская область	♂♂	16	0,8±0,59	0,0–8,7	0,884	>0,05
	♀♀	19	1,5±0,53	0,0–6,4		
	♂♂+♀♀	35	1,2±0,39	0,0–8,7	–	–

Примечание: жирным шрифтом выделены средние значения активности фермента, рассчитанные в выборке, объединяющей самцов и самок.

Сравнительный анализ средних значений активности оксидазы L-аминокислот в исследованных образцах выявил статистически значимые различия ($t_{\phi}=4,358$, $P<0,001$) между ядом «астраханских» и «ульяновских» гадюк; различия наблюдаются только между крайними точками на юге и на севере региона исследований. В южной части региона исследований (Астраханская и Волгоградская области) гадюки продуцируют ядовитый секрет в основном желтого цвета, тогда как у ренаровых гадюк из Самарской и Ульяновской областей (северные районы региона исследований) превалировал бесцветный ядовитый секрет. Отличающиеся средние значения активности оксидазы L-аминокислот в яде гадюк из разных географических точек связаны с различным соотношением бесцветных и желтых образцов в выборках: чем выше процент желтоокрашенных образцов, тем выше среднее значение активности фермента в выборке образцов яда.

Тем не менее, анализ данных табл. 78 оставил необъясненными ряд моментов. В частности, мы пока не знаем, чем обусловлены максимальные значения активности оксидазы L-аминокислот в яде гадюк из Камышинского района Волгоградской области, которые выбиваются из общей тенденции. Во-вторых, непонятно, какими причинами объясняется минимальная доля образцов желтого цвета и, соответственно, минимальные значения активности фермента в яде гадюк из Саратовской области.

В табл. 79 представлены результаты определения активности протеолитических ферментов в яде *V. r. renardi* из Поволжья. Диапазон изменений активности фермента по всему исследованному региону составляет 48,6–147,2 мкг тир/мг белка мин, что несколько шире такового, отмеченного ранее – 50,2–102,4 мкг тир/мг белка мин (Шуршина, 2009). Расширение диапазона значений активности фермента произошло, вероятно, за счет использования в анализе индивидуальных образцов ядовитого секрета. Напомним, что ранее активность протеаз определяли в объединенных образцах, в которых индивидуальные различия между образцами не могли быть обнаружены.

Таблица 79

Активность протеолитических ферментов (мкг тир/мг белка в мин) в индивидуальных образцах яда *V. r. renardi*

Место отлова	пол	n	Активность протеаз		t_{ϕ}	P
			$M \pm m$	min–max		
Астраханская область	♂♂	18	85,8±3,49	59,1–120,9	1,192	>0,05
	♀♀	21	92,6±4,35	63,7–147,2		
	♂♂+♀♀	39	89,5±2,86	59,1–147,2	–	–
Волгоградская область, Камышинский район	♂♂	13	79,7±3,59	48,6–98,7	1,256	>0,05
	♀♀	7	87,6±5,41	72,1–110,3		
	♂♂+♀♀	20	82,5±3,05	48,6–110,3	–	–
Красноармейский район г. Волгоград и его окрестности	♂♂+♀♀	4	85,5±6,42	66,9–94,5	–	–
Саратовская область	♂♂	14	92,5±3,62	65,2–112,8	0,751	>0,05
	♀♀	10	96,5±3,74	69,6–108,6		
	♂♂+♀♀	24	94,2±2,60	65,2–112,8	–	–
Самарская область	♂♂	10	85,9±2,69	69,7–96,5	0,801	>0,05
	♀♀	8	79,3±8,63	49,3–112,9		
	♂♂+♀♀	18	83,0±4,05	49,3–112,9	–	–
Ульяновская область	♂♂	16	81,5±4,18	61,4–116,5	0,741	>0,05
	♀♀	19	85,4±3,31	51,8–115,2		
	♂♂+♀♀	35	83,6±2,60	51,8–116,5	–	–

Примечание: жирным шрифтом выделены средние значения активности фермента, рассчитанные в выборке, объединяющей самцов и самок.

Как можно заметить по данным табл. 79, какой-либо определенной географической направленности изменений в активности данного фермента в пределах исследованного региона не прослеживается.

Суммируя вышеизложенное, можно отметить, что на территории Волжского бассейна у восточных степных гадюк (так же, как и у обыкновенных) обнаруживаются некоторые межпопуляционные особенности свойств ядовитого секрета. Правда, эти различия выражены гораздо слабее, чем таковые в ядовитом секрете обыкновенной гадюки. Данный факт отметил и Я.Д. Давлятов (1981, 1985), который утверждал, что разные популяции степной гадюки не различаются по ферментативной активности ядовитого секрета. Кроме того, в поволжских популяциях в направлении с юга на север у ренаровых гадюк в локалитетах наблюдается снижение доли особей, продуцирующих ядовитый секрет желтого цвета, и возрастание доли особей с бесцветным ядом. Это в свою очередь приводит к снижению

среднего значения активности оксидазы L-аминокислот в яде гадюк из разных локалитетов. Полученные данные позволяют нам предположить существование определенной направленности изменений свойств ядовитого секрета *V. renardi* в Поволжье в направлении с юга на север. В пользу этого предположения говорят также результаты токсикометрии яда гадюки Ренара на мышах, из которых следует наличие аналогичного тренда изменений среднесмертельной дозы ЛД₅₀ в Поволжье: с юга на север токсичность яда несколько возрастает. В дальнейшем мы планируем расширить регион исследований и более детально рассмотреть внутривидовые различия свойств ядовитого секрета гадюк Ренара.

Vipera renardi bashkirovi

Как указывалось ранее, гадюка Ренара в Волжском бассейне представлена двумя подвидами формами – номинативным подвидом *Vipera renardi renardi* и гадюкой Башкирова *V. r. bashkirovi*. Ранее в наших экспериментах *V. r. bashkirovi* была представлена образцами ядовитого секрета гадюк, обитающих на о. Спасский (Спасский район Республики Татарстан – типовая территория гадюки Башкирова) и в Красносамарском лесничестве (Кинельский район Самарской области). В 2013 и 2014 гг. в Самарской и Ульяновской областях были отмечены новые места встреч гадюки Башкирова и отловлены несколько экземпляров, от которых был получен ядовитый секрет. К сожалению, выборки крайне малы для формулирования выводов, но мы сочли уместным привести предварительные результаты исследований их ядовитого секрета, объединив значения активностей ферментов, отмеченных в яде самцов и самок и отметив при этом лишь цветовые вариации ядовитого секрета (табл. 80).

Таблица 80

Активности ферментов в ядовитом секрете *V. r. bashkirovi*

Место отлова	Цвет	n	Активность протеолитических ферментов (мкг тир/мг белка в мин)		Активность оксидазы L-аминокислот (Е/мг белка в мин)	
			<i>M±m</i>	<i>min-max</i>	<i>M±m</i>	<i>min-max</i>
Татарстан, Спасский р-н	желтый	11	74,2±4,02	42,4–93,3	4,8±1,24	0,2–15,0
	бесцветный	2				
Ульяновская обл., Сенгилеевский р-н	желтый	1	73,8±8,26	65,1–82,0	2,4±2,35	0,0–4,7
	бесцветный	1				
Самарская обл., Сергиевский р-н	желтый	1	72,9±16,9	42,3–119,3	0,5±0,38	0,0–1,6
	бесцветный	3				

Как видно из таблицы, яд гадюки Башкирова из разных локалитетов по средним значениям активности протеаз статистически значимо не различается между собой, а диапазон изменений активности (42,3–119,3 мкг тир/мг белка в мин) несколько ниже такового у гадюк номинативного подвида в Волжском бассейне.

В выборках *V. r. bashkirovi* были отмечены и желтоокрашенный, и бесцветный ядовитый секрет. У гадюк с о. Спасский превалировал желтый яд (84,6%), а наибольший процент бесцветного яда отмечен у гадюк Башкирова из Сергиевского Самарской области (75,0%). Различия в средних значениях активности оксидазы L-аминокислот в яде гадюк из разных локалитетов, скорее всего, определяются разным соотношением желтых и бесцветных образцов – чем выше доля желтого яда в выборке, тем выше среднее значение активности фермента.

Сравнительные данные по активностям ферментов в ядовитом секрете обоих подвидов восточных степных гадюк сведены в табл. 81. Различия в активности протеаз яда этих подвидов статистически значимы – в ядовитом секрете гадюк номинативного подвида она выше таковой в яде гадюки Башкирова ($t_{\phi}=3,343$, $P<0,001$). В то же время яд

исследуемых подвидов гадюк не различается по активности оксидазы L-аминокислот ($t_{\phi}=0,911, P>0,05$).

Суммируя изложенные в этом разделе экспериментальные данные, можно отметить, что в ядовитом секрете гадюк Ренара из Поволжья межпопуляционные различия в активности протеолитических ферментов выражены слабо, но выявлены межподвидовые различия в ядах *V. r. renardi* и *V. r. bashkirovi*. Уровень активности оксидазы L-аминокислот в образцах яда варьирует в пределах региона исследований от локалитета к локалитету, как и соотношение желтоокрашенных и бесцветных образцов. В яде *V. r. bashkirovi* процент желтоокрашенных образцов несколько выше такового в яде *V. r. renardi*. Тем не менее, в целом различия в активности оксидазы L-аминокислот у этих подвидов не выявляются.

Таблица 81

Сравнение параметров яда подвидов восточных степных гадюк в Волжском бассейне

Подвид	n	Цвет яда	Активность протеолитических ферментов (мкг тир/мг белка в мин)		Активность оксидазы L-аминокислот (Е/мг белка в мин)	
			$M\pm m$	min-max	$M\pm m$	min-max
<i>V. r. renardi</i>	67	желтый	87,0±1,35	48,6–147,2	2,8±0,34	0,0–19,7
	73	бесцветный				
<i>V. r. bashkirovi</i>	13	желтый	73,7±4,22	42,3–119,3	3,7±0,96	0,0–15,0
	6	бесцветный				

5.7. ПЕПТИДНЫЙ СОСТАВ ЯДА ВОСТОЧНОЙ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ

Исследования пептидного состава ядовитого секрета ренаровых гадюк из Волжского бассейна мы также, как и у обыкновенных гадюк, проводили с помощью электрофореза в ПААГ при аналогичных экспериментальных условиях. Прежде всего, рассмотрим межпопуляционные особенности пептидного состава гадюк, встречающихся в разных географических пунктах Волжского бассейна (рис. 93). Здесь можно увидеть, что между популяциями степной гадюки в пределах Волжского бассейна наблюдается заметная гетерогенность пептидного состава яда – как по количеству отдельных пептидов в образцах, так и по их массе. Пептид с молекулярной массой 71.9 кДа отсутствует в образце 3 из Левобережья Нижней Волги, этот же образец лишен характерного для всех остальных образцов пептида с массой 11.4 кДа. Пептид с массой 56.3 кДа не выделяется программой Gel Pro в образцах 2 и 3, но можно предположить, что причина этого заключается не в его отсутствии, а в плохом разделении данной фракции, вероятно связанном с ее объемом. Пептид 38.0 кДа обнаруживается только в образце 1. Образцы под номерами 1 и 7 характеризуются отсутствием пептида массой 26.6 кДа. Пептид с массой 17.7 кДа, напротив, характерен только для этих образцов. Остальные пептиды являются общими для всех образцов яда, но присутствуют в них в разных количествах, иногда различающихся значительно.

Группа образцов 1–3 получена от гадюк номинативного подвида *V. r. renardi*, причем образец 1 – это яд гадюк с типовой территории *V. renardi*. Внутри этой группы наиболее отличается картина распределения пептидов в образце яда 3. Этот ядовитый секрет показывает максимальное содержание пептида 50.0 кДа, заметно меньшее содержание пептида 35.7 кДа и отсутствие низкомолекулярного пептида 11.4 кДа.

Очень схожи между собой картины распределения пептидов в образцах 4–7. Следует уточнить, что образцы 5–7 получены от гадюки Башкирова *V. r. bashkirovi*. Образец яда 7 получен от гадюк с типовой территории. Образцы 5 и 6 получены от гадюк Башкирова,

отловленных в Красносамарском лесничестве (Кинельский р-н Самарской области), причем образец 5 получен от гадюк светлой морфы, а образец 6 – от гадюк темной. На рисунке можно заметить, что различия в спектре пептидов между этими образцами практически отсутствуют – разница наблюдается лишь в количественном содержании отдельных пептидов. Образец ядовитого секрета 4 собран от нескольких экземпляров гадюк из правобережных районов Ульяновской области, и по картине распределения пептидов эти образцы скорее напоминают яд *V. r. bashkirovi*, чем ядовитый секрет *V. r. renardi*. Тем более, что в последние годы в Ульяновской области нами также обнаружены локалитеты (Сенгилеевский район), где были встречены гадюки с морфологическими признаками *V. r. bashkirovi*, свойства яда которых в настоящее время анализируется.

Таким образом, в пептидном спектре яда восточных степных гадюк из разных районов Волжского бассейна можно выделить подвиговые и географические различия, которые имеют более выраженный характер, чем таковые в образцах ядовитого секрета обыкновенных гадюк. При этом видно, что спектр пептидов в яде обыкновенных гадюк (6–7 видимых пептидных полос) кажется более обедненным по сравнению с таковым у ренаровых гадюк (11–13). Скорее всего, большее количество пептидов в яде степных гадюк может свидетельствовать о большем количестве специфических токсинов в яде и соответственно более широком спектре действия ядовитого секрета. Вполне вероятно, что этот феномен является эволюционным приспособлением для воздействия на большее количество разных пищевых объектов, включая беспозвоночных.

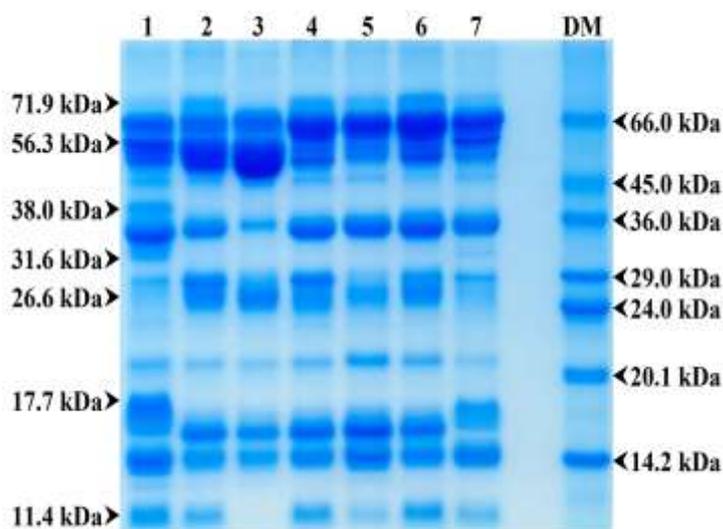


Рис. 93. Электрофореграмма образцов яда восточной степной гадюки из разных географических пунктов Волжского бассейна: 1 – Волгоградская обл., окрестности бывшей Сарепты; 2 – Астраханская обл., Енотаевский р-н, окрестности с. Грачи; 3 – Астраханская обл., Красноярский р-н, окрестности пос. Досанг; 4 – Ульяновская обл., правобережные районы; 5 – Самарская обл., Кинельский р-н, Красносамарское лесничество (светлая морфа); 6 – Самарская обл., Кинельский р-н, Красносамарское лесничество (темная морфа); 7 – Республика Татарстан, Спасский р-н, о. Спасский; DM – смесь маркерных белков

На рис. 94 представлена картина распределения пептидов в яде восточной степной гадюки *Vipera renardi* разных подвигов – *V. r. renardi* и *V. r. bashkirovi*.

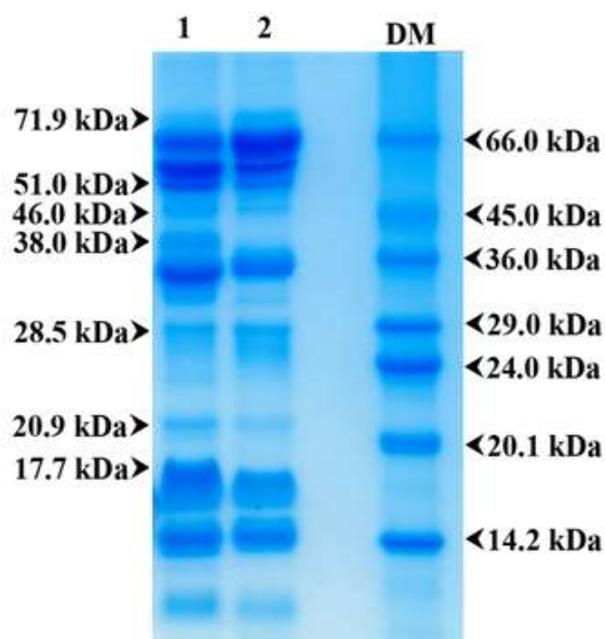


Рис. 94. Электрофореграмма ядовитого секрета степных гадюк: 1 – *V. renardi renardi*, 2 – *V. r. bashkirovi*; DM – смесь маркерных белков

Из рис. 94 видно, что количество пептидов и массы некоторых из них несколько различаются, что говорит о внутривидовых различиях их пептидного состава. Выше отмечалось, что по активности протеолитических ферментов и оксидазы L-аминокислот яд гадюк этих подвидов практически не отличается, а по токсичности для разных пищевых объектов (сверчки и мыши) наблюдаются значимые различия. Поэтому в перспективе стоит задача выяснения функциональной роли обнаруживаемых пептидов и их связи с особенностями биологической активности яда подвидов восточной степной гадюки.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрахина И.Б., Осипова В.Б., Царев Г.Н.* Позвоночные животные Ульяновской области. – Ульяновск: Симбирская книга, 1993. – 246 с.
- Акилов А.Т.* Филогенетические особенности элементов крови и кроветворения позвоночных животных // Узб. биол. жур. – 1971 – №4. – С. 41–45.
- Акилов А.Т., Заремская Л.М., Нишанбаева М.А., Перевалов А.А.* Морфологический состав крови змей // Вопросы гематологии и переливания крови. Т. 2 – Ташкент, 1975. – С. 28–30.
- Акилов А.Т., Нишанбаева М.А., Заремская Л.М., Перевалов А.А.* Особенности локализации очагов гемопоэза у представителей змей в постнатальном эмбриогенезе // Вопросы гематологии и переливания крови. Т. 2. – Ташкент, 1975. – С. 24–25.
- Акилов А.Т., Нишанбаева М.А., Заремская Л.М., Умарходжаева И.Х.* Онтогенез клеток крови у представителей змей // Вопросы гематологии и переливания крови. Т. 2. – Ташкент, 1975. – С. 30–32.
- Александрова Т.А.* Куйбышевская область: Эконом-географический очерк. – Куйбышев: Куйбышевское книжное изд-во, 1953. – 184 с.
- Алмазов В.А., Афанасьев Б.В., Зарицкий А.Ю. и др.* Физиология лейкоцитов. – Л.: Наука, 1978. – 230 с.
- Алтухов Ю.П.* Генетические процессы в популяциях. – М.: Наука, 1989. – 328 с.
- Аль-Завахра Х.А.* Змеи Татарстана: Дис. ... канд. биол. наук. – Казань: Казанский ГУ, 1992. – 130 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., Даревский И.С.* Класс Пресмыкающиеся – Reptilia / Аннотированный перечень таксонов и популяций животных, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде (Приложение 3 к Красной книге РФ) // Красная книга Российской Федерации (животные). – М.: АСТ; Астрель, 2001. – С. 853–855.
- 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.
- Ануфриев В.М.* Пресмыкающиеся и земноводные // Красная книга Республики Коми. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. – М.; Сыктывкар: Изд-во ДИК, 1998. – С. 411–419.
- Ануфриев В.М.* Обыкновенная гадюка // Красная книга Республики Коми. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. – М.; Сыктывкар: Издательство ДИК, 1998а. – С. 416–417.
- Ануфриев В.М., Бобрецов А.В.* Амфибии и рептилии / Фауна европейского Северо-Востока России. Т. IV. – СПб.: Наука, 1996. – 130 с.
- Ардамацкая Т.Б.* Змеи – истребители птиц, гнездящихся в дуплах // Труды проблемных и тематических совещаний. Вып. IX. Первая Всесоюз. орнитол. конф., посвященная памяти академика М.А. Мензбира. – Л.; М.: Изд-во АН СССР, 1960. – С. 338–341.
- 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.
- Ашкинази И.Я.* Разрушение эритроцитов // Физиология системы крови. Физиология эритропоэза. – Л.: Наука, 1979. – С. 274–334.
- 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.
- Бажанов Е.А.* Обитель богов. – Самара: Самарский Дом печати, 2009. – 302 с.
- 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.* Змеи Волжского бассейна в питании позвоночных животных // Современная герпетология. – 2007. – Т. 7, вып. 1/2. – С. 124–132.
- Бакиев А.Г., Баринов В.Г., Песков А.Н. и др.* Составление видового списка пресмыкающихся Бузулукского бора и Красносамарского леса // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 2. – Тольятти, 1996а. – С. 73–74.
- 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. – 192 с.
- Бакиев А.Г., Гафарова Е.В.* О состоянии охраны гадюк в Среднем Поволжье // Бюл. «Самарская Лука». – Самара, 1999. – № 9/10-99. – С. 187–190.
- Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Павлов А.В., Шуришина И.В., Маленев А.Л.* Восточная степная гадюка *Vipera renardi* (Reptilia, Viperidae) в Волжском бассейне: материалы по биологии, экологии и токсинологии // Бюл. «Самарская Лука». – 2008а. – Т. 17, № 4. – С. 817–845.
- 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., Кривошеев В.А., Файзулин А.И.* Низшие наземные позвоночные (земноводные, пресмыкающиеся) Самарской и Ульяновской областей: Методическое пособие для студентов. – Ульяновск: УлГУ, 2002а. – 86 с.
- Бакиев А.Г., Кривошеев В.А., Файзулин А.И., Епланова Г.В., Песков А.Н.* Земноводные и пресмыкающиеся крупных городов Самарской и Ульяновской областей // Биоразнообразие и биоресурсы Среднего Поволжья и сопредельных территорий (Сборник материалов, посвященных 125-летию Казанского государственного педагогического университета). – Казань, 2002б. – С. 105–106.
- Бакиев А.Г., Литвинов Н.А., Шуришина И.В.* О питании восточной степной гадюки *Vipera renardi* (Christoph, 1861) в Волжском бассейне // Современная герпетология. – 2010в. – Т. 10, вып. 1/2. – С. 54–56.
- Бакиев А.Г., Магдеев Д.В.* К вопросу о фауне змей Самарской Луки // Бюл. «Самарская Лука». – № 6-95. – Самара, 1995. – С. 225–228.
- Бакиев А.Г., Маленев А.Л.* Пресмыкающиеся Среднего Поволжья: Учебно-методическое пособие. – Тольятти, 1996. – 25 с.
- Бакиев А.Г., Маленев А.Л.* К обоснованию перечня пресмыкающихся для занесения в Красную книгу Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 3. – Тольятти, 1999а. – С. 62–71.
- Бакиев А.Г., Маленев А.Л.* Проблема рационального использования гадюковых змей в России: регламентация размерно-полового состава отлавливаемых для серпентариев обыкновенных гадюк // Тр. Четвертой всерос. науч.-практ. конф. «Новое в экологии и безопасности жизнедеятельности». – Т. 3. – СПб.: Балт. гостех. ун-т, 1999б. – С. 304.
- Бакиев А.Г., Маленев А.Л.* Пресмыкающиеся в Красной книге Самарской области // Биологическое разнообразие заповедных территорий: оценка, охрана, мониторинг. – М.; Самара, 2000. – С. 336–338.
- Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Зайцева О.В., Шуришина И.В.* Змеи Самарской области. – Тольятти: Кассандра, 2009. – 170 с.
- Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Гелашвили Д.Б.* Содержание, эксплуатация и разведение гюрз в Тольяттинском серпентарии (итоги экспериментальной работы) // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2000. – Т. 2, № 2 (4). – С. 339-343.
- Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Кренделев В.В.* Зависимость ядопродуктивности от линейных размеров у обыкновенной гадюки // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии. Вып. 1. – Тольятти, 1995. – С. 33–37.
- Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Мурзаева С.В.* Таксономический состав и некоторые морфологические особенности змей Среднего Поволжья и Самарской Луки // Самарская Лука на пороге третьего тысячелетия: Материалы к докладу «Состояние природного и культурного наследия Самарской Луки». – Тольятти: ИЭВБ РАН, ОСНП «Парквей», 1999а. – С. 200–203.
- Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Песков А.Н., Гриднев Д.В.* Морфологическая характеристика гадюк из лесопарковой зоны г. Самара // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 4. – Тольятти, 2000. – С. 3–8.

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.

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, 1996. – С. 4–5.

Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Четанов Н.А., Зайцева О.В., Песков А.Н. Обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Reptilia, Viperidae) в Волжском бассейне: материалы по биологии, экологии и токсинологии // Бюл. «Самарская Лука». – 2008б. – Т. 17, № 4. – С. 759–816.

Бакиев А.Г., Песков А.Н. Состояние и перспективы охраны гадюк Волжского бассейна // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 7. – Тольятти, 2004. – С. 25–34.

Бакиев А.Г., Ратников В.Ю., Зиненко А.И. О формировании фауны гадюк Волжского бассейна // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2007. – Т. 9, № 1. – С. 163–170.

Бакиев А.Г., Файзулин А.И. Земноводные и пресмыкающиеся Самарской области: Методическое пособие. – Самара: ОРФ «Самарская Лука», 2001. – 68 с.

Бакиев А.Г., Файзулин А.И. Земноводные и пресмыкающиеся Самарской области: Методическое пособие. – 2-е изд.-ие. – Самара: ОРФ «Самарская Лука», 2002а. – 68 с.

Бакиев А.Г., Файзулин А.И. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Самарской области // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. – Н.Новгород: Международный Социально-экологический Союз; Экоцентр «Дронт», 2002б. – С. 97–132.

Бакиев А.Г., Файзулин А.И., Вехник В.П. Низшие наземные позвоночные (земноводные и пресмыкающиеся) Жигулевского заповедника // Бюл. «Самарская Лука». – № 13-03. – Самара, 2003а. – С. 238–276.

Бакиев А.Г., Файзулин А.И., Кривошеев В.А., Епланова Г.В., Песков А.Н. Земноводные и пресмыкающиеся, обитающие на городских территориях в Самарской и Ульяновской областях // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 6. – Тольятти, 2003б. – С. 3–9.

Бакин О.В., Павлов А.В. К характеристике экотопов степной гадюки – *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835) на северном пределе ее ареала // Актуальные экологические проблемы Республики Татарстан. – Казань, 2000. – С. 23–24.

Балашов Ю.С. Паразито-хозяйинные отношения членистоногих с наземными позвоночными // Труды Зоол. ин-та АН СССР. – Т. 97. – Л.: Наука, 1982. – 320 с.

Банников А.Г. Материалы по биологии земноводных и пресмыкающихся Южного Дагестана // Ученые записки Моск. гор. пед. ин-та им. В.П. Потемкина. – 1954. – Т. XXVIII, вып. 2. – С. 75–88.

Банников А.Г., Даревский И.С., Иценко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. – М.: Просвещение, 1977. – 414 с.

Банников А.Г., Даревский И.С., Рустамов А.К. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. – М.: Мысль, 1971. – 303 с.

Банников А.Г., Денисова М.Н. Класс пресмыкающиеся, или рептилии (Reptilia). Общий очерк // Жизнь животных. – Т. 4, ч. 2. Земноводные, пресмыкающиеся. – М.: Просвещение, 1969. – С. 135–153.

Банников А.Г., Дроздов Н.Н. Семейство Гадюковые змеи (Viperidae) // Жизнь животных. – Т. 4, ч. 2. Земноводные, пресмыкающиеся. – М.: Просвещение, 1969. – С. 409–431.

Банников А.Г., Дроздов Н.Н. Семейство Гадюковые змеи (Viperidae) // Жизнь животных. – Изд. 2-е. – Т. 5. Земноводные. Пресмыкающиеся. – М.: Просвещение, 1985. – С. 280–311.

Банникова А.А. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих // Журнал общей биологии. – 2004. – Т. 65, № 4. – С. 278–305.

Барабаш И.И. Обзор стационарного распределения позвоночных животных в Кададинском опытном лесничестве Пензенской области // Бюл. Общества естествоиспытателей при Воронежском гос. университете. – Т. III, вып. 2. – 1939. – С. 21–29.

Барабаш-Никифоров И.И. Добавление к фауне Темниковского лесного массива (Мордовская АССР) // Бюл. МОИП. Отд. биол. – Т. 63, вып. 4. – 1958. – С. 21–24.

- Баринов В.Г.* Исследование герпетофауны Самарской Луки // Экология и охрана животных: Межвуз. сб. – Куйбышев: Куйб. госун-т, 1982. – С. 116–129.
- Башкиров [И.С.] Ив.* О степной гадюке (*Coluber renardi* Christ.) в Татарской Республике // Труды Студ. Науч. Кружка «Любители природы» в г. Казани. – Казань, 1929а. – Вып. 3. – С. 143–144.
- [Башкиров И.С.] Б. Ив.* Гибель змей в наводнение 1926 г. в окрестностях гор. Спасска ТР // Труды Студ. Науч. Кружка «Любители природы» в г. Казани. – Казань, 1929б. – Вып. 3. – С. 144–145.
- Башкиров И.* Реликтовые элементы в фауне Жигулей // Бюл. МОИП. Отд. биол. – Т. 44, вып. 5. – 1935. – С. 240–245.
- Баянов М.Г.* Животный мир // Уч. зап. Башк. ун-та. Сер. геогр. – Вып. 37, № 3. Очерки по физической географии г. Уфы и его окрестностей (в помощь учителю). – Уфа, 1969. – С. 143–154.
- Баянов М.Г.* Класс пресмыкающиеся, или рептилии // Животный мир Башкортостана. – Уфа: Китап, 1995. – С. 218–222.
- Баянов А.В., Баянов М.Г.* Позвоночные животные в коллективных садах Подуфимья // Итоги биологических исследований: Сб. науч. тр. Вып. 8. – Уфа, 2004. – С. 75–77.
- Беленький М.Л.* Элементы количественной оценки фармакологического эффекта. – Л.: Изд-во мед. лит-ры, 1963.
- Белизин А.* Животный мир // Череповецкий округ. Краевед. справ. кн. для учительства. – Череповец: Изд. ОКРОНО, 1929. – С. 86–87.
- 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. Красовского), 1887. – С. 90–94.
- Белова З.В.* Территориальное распределение обыкновенной гадюки в Дарвинском заповеднике // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1973. – С. 35–36.
- Белова З.В.* Половая и возрастная структура популяции обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) // Зоол. журн. – 1975. – Т. 54, вып. 1. – С. 143–145.
- Белова З.В.* Динамика численности обыкновенной гадюки в Дарвинском заповеднике // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1977. – С. 33–34.
- Белова З.В.* Некоторые вопросы биологии амфибий и рептилий Дарвинского заповедника // Охрана и рациональное использование рептилий: Сб. науч. тр. ЦНИЛОП МСХ СССР. – М., 1978а. – С. 26–37.
- 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., 1978б. – С. 13–25.
- Белова З.В.* Способы мечения обыкновенной гадюки, *Vipera berus* (L.) // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 16–17.
- Белова О.С., Григорьев О.В.* Встречаемость гамазовых и иксодовых клещей на рептилиях Западной Сибири // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. – Л., 1981. – С. 16–18.
- Белононич А.В., Цой О.Б.* Краткая история и результаты исследования пещеры Баскунчакская // Богдинско-Баскунчакский заповедник и его роль в сохранении биоразнообразия севера Астраханской области. Перспективы развития экологического туризма: Сб. науч. статей. – Астрахань: Изд-во АГТУ, 2004. – С. 21–26.
- Бенинг А.Л.* Материалы по гидрофауне придаточных систем реки Волги. I. Материалы по гидрофауне р. Б. Иргиз // Работы Волж. Биол. Станции. – Т. IV, № 5. – Саратов: Тип. Губернского Земства, 1913. – С. 1–50.
- Бенинг А.Л.* Материалы по гидрофауне реки Самары // Тр. Саратовского О-ва Естествоиспытателей и Любителей Естествознания. – Т. X, № 5. / Работы Волж. биол. станции. – Т. IX, № 1-2. – Саратов: Тип. «Немгосиздата», 1926. – С. 71–110.
- Бердибаева Ж.Ш.* Материалы к биологии и хозяйственному значению степной гадюки (*Vipera ursini*) // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 17.
- Бережной О.А.* Выращивание и содержание змей из семейства гадюковых (*Viperidae*) на искусственных гранулированных кормах // Вопросы герпетологии. – Киев: Наукова думка, 1989. – С. 29–30.
- Биологический энциклопедический словарь. – М.: Советская энциклопедия, 1986. – 832 с.
- Блекбаева Л.Э., Омарова А.С., Хантурин М.Р.* Состав лимфы у рептилий // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1985. – С. 28.

- Бобров В.В.* Распространение пресмыкающихся в Московской области // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. – М.: Наука, 1989. – С. 164–166.
- Бобров В.В.* Материалы по фауне и населению пресмыкающихся Северо-Западного Прикаспия // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1985. – С. 29–30.
- Бобров В.В., Варшавский А.А.* Разнообразие пресмыкающихся фауны России // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 10. – Тольятти, 2007. – С. 15–20.
- Богданов О.П.* Экология пресмыкающихся Средней Азии. – Ташкент: Наука, 1965. – 260 с.
- Богданов О.П.* Питание степной гадюки в окрестностях ст. Отар (Чу-Илийское междуречье) // Герпетология Средней Азии. – Ташкент: ФАН, 1968. – С. 48–51.
- Богданов О.П.* Змеепитомники в СССР // Содержание ядовитых змей Средней Азии в неволе. – Ташкент: Фан, 1972. – С. 4–8.
- Богданов О.П.* Ядовитые змеи СССР // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1973. – С. 39–40.
- Богданов О.П., Сударев О.Н.* Экология пресмыкающихся. – Ташкент: Укитувчи, 1989. – 128 с.
- Бодренков Г.* Животный мир // Природа Орловской области. – Орел: Орловское кн. изд-во, 1961. – С. 177–245.
- Божанский А.Т.* Использование климаграмм 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* Vedmederjа, Grubant et Rudaeva, 1986 // Красная книга Российской Федерации (животные). – М.: АСТ; Астрель, 2001. – С. 348–349.
- Божанский А.Т.* Пресмыкающиеся // Красная книга Астраханской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира. – Астрахань: Изд-во Нижневолжского центра экологического образования, 2004в. – С. 205–216.
- Божанский А.Т., Никеров Ю.Н.* Материалы к атласу рептилий Астраханской области (информационный сборник). Вып. 3. – Астрахань, 1994. – С. 30–48.
- Божанский А.Т., Орлова В.Ф.* Температурные характеристики группировки обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) на местах зимовки в весенний период // Вопросы герпетологии. – Пушкино; М.: МГУ, 2001. – С. 34–35.
- Божанский А.Т., Пиццелев В.А.* Влияние некоторых форм хозяйственной деятельности на распределение и численность обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) // Зоол. журн. – 1978. – Т. 57, вып. 11. – С. 1695–1698.
- Божанский А.Т., Польшова Г.В.* Предварительные результаты герпетологического районирования песчаных пустынь Астраханской области // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1995. – С. 5–7.
- Божанский А.Т., Польшова Г.В.* Герпетофауна // Природный комплекс Богдинско-Баскунчакского государственного заповедника и его охрана: Труды гос. природного заповедника Богдинско-Баскунчакский. – Т. 1. – Астрахань: Изд-во ООО ЦНТЭП, 1998а. – С. 92–96.
- Божанский А.Т., Польшова 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, 1998б. – С. 57–59.
- Божанский А.Т., Семенов Д.В.* Экология обыкновенной гадюки в антропогенном ландшафте // Охрана и рациональное использование рептилий. – М., 1978. – С. 38–56.
- Болотников А.М., Хазиева С.М., Литвинов Н.А., Чащин С.П.* Распространение и сезонная активность амфибий и рептилий Пермской области // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1973. – С. 40–41.
- Болотников А.Т., Соловьев Ю.В.* Гематология птиц. – Л.: Наука, 1980. – 116 с.
- Болотников И.А., Конопатов Ю.В., Эйсьмонт Т.А., Крылов С.А.* Биохимические и гематологические показатели некоторых тканей и органов змей *Vipera berus* // Экологическая биохимия животных. – Петрозаводск, 1978. – С. 127–131.
- Большаков В.Н., Вершинин В.Л.* Амфибии и рептилии Среднего Урала. – Екатеринбург: УрО РАН, 2005. – 124 с.
- Большакова О.Е., Бакиев А.Г.* Випроциты в крови пресмыкающихся Волжского бассейна // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 8. – Тольятти, 2005. – С. 5–7.

- Бондарев Д.В., Гаврилов Н.Н., Горбунов А.К. и др.* Астраханский заповедник. – М.: Агропромиздат, 1991. – 191 с.
- Бондаренко Д.А.* Влияние восстановительных сукцессий аридных биогеоценозов северо-западного Прикаспия на население пресмыкающихся // Вторая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1999. – С. 6–7.
- Борисовский А.Г.* Материалы по распространению земноводных и пресмыкающихся в Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. Серия: Биологическое разнообразие Удмуртской Республики. – Вып. 1. Фауна позвоночных: аннотированные списки. – 1997. – № 2. – С. 15–21.
- Борисовский А.Г.* Экология земноводных и пресмыкающихся Удмуртии: распространение, распределение, питание: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Ижевск: Удм. ГУ, 2000. – 18 с.
- Борисовский А.Г., Зубцовский Н.Е.* Материалы к обоснованию списка редких и исчезающих видов земноводных и пресмыкающихся Удмуртии // Проблемы региональной Красной книги: Межвед. сб. науч. тр. – Пермь: Перм. ун-т, 1997. – С. 39–41.
- Боркин Л.Я.* Европейско-дальневосточные разрывы ареалов у амфибий: новый анализ проблемы // Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран / Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – Т. 124. – Л., 1984. – С. 55–88.
- Боркин Л.Я.* Кто такой Iwan? (курьезный случай из истории герпетологии) // Русско-немецкие связи в биологии и медицине: опыт 300-летнего взаимодействия. – СПб.: Санкт-Петербургский союз ученых, 2000а. – С. 191–200.
- Боркин Л.Я.* Роль немцев в становлении и развитии герпетологии в России // Русско-немецкие связи в биологии и медицине: опыт 300-летнего взаимодействия. – СПб.: Санкт-Петербургский союз ученых, 2000б. – С. 82–104.
- Боркин Л.Я.* Академические «физические» экспедиции (1768–1775) и становление герпетологии в России // Русско-немецкие связи в биологии и медицине: опыт 300-летнего взаимодействия. – СПб.: Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники, 2001. – С. 21–45.
- Боркин Л.Я.* Краткий очерк развития герпетологии в России // Московские герпетологи. – М.: Изд-во КМК, 2003а. – С. 7–33.
- Боркин Л.Я., Даревский И.С.* Список амфибий и рептилий фауны СССР // Амфибии и рептилии заповедных территорий: Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. – М., 1987. – С. 128–141.
- 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.
- Боркин Л.Я., Кревер В.Г.* Охрана амфибий и рептилий в заповедниках РСФСР // Амфибии и рептилии заповедных территорий: Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. – М., 1987. – С. 39–53.
- Браунер А.А.* Краткий определитель пресмыкающихся и земноводных Крыма и степной полосы Европейской России. // Записки Крымского Горного Клуба. – Одесса: Типо-Литография А.Ф. Соколовского, 1904. – № 3, 4. – С. 47–74.
- Брегетова Н.Г.* Гамазовые клещи. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 248 с.
- Брегетова Н.Г.* Введение // Определитель обитающих в почве клещей Mesostigmata. – Л.: Наука, 1977. – С. 6–11.
- Брокгауз Ф.А., Ефрон И.А.* Энциклопедический словарь. Современная версия. – М.: Изд-во ЭКСМО-Пресс, 2002. – 672 с.
- Брушко З.К., Зима Ю.А.* Итоги и перспективы исследования ядовитых змей Казахстана // Вопросы герпетологии. – СПб., 2008. – С. 53–59.
- Брушко З.К., Кубыкин Р.А.* Каталог герпетологической коллекции института зоологии АН КазССР. – Алма-Ата: Наука, 1988. – 44 с.
- Брушко З.К., Фомина М.И.* Размножение степной гадюки // Ядовитые животные Средней Азии и их яды (матер. Среднеаз. конф., 1–3 октября 1968 г.). – Ташкент, 1970. – С. 138–145.
- Будниченко А.С., Рымашевский В.К., Скопцов А.Г., Строков В.В.* Определитель позвоночных животных Тамбовской области. – Воронеж, 1964. – 120 с.
- Букреева О.М.* Земноводные и пресмыкающиеся // Флора и фауна заповедников. – Вып. 74. Позвоночные животные заповедника «Черные земли». – М., 1998. – С. 13–17.
- Быков А.В.* Фауна и распределение амфибий и рептилий в окрестностях Джаныбекского стационара // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 26.

Варнаховский Н. Предварительные сведения к изучению фауны Казанской губ. / Приложение к протоколам заседаний Общества Естествоиспытателей при Казанском Университете, № 68. – 1884. – 8 с.

Варнаховский Н. Заметка о гадах Казанской губернии. – Казань, 1885. – 8 с.

Варнаховский Н.А. Некоторые сведения о фауне Нижегородской губернии // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. – Вып. 2. – 1888а. – С. 105–107.

Варнаховский Н. Несколько слов о зоологических исследованиях в Нижегородской губ.: Предварительный отчет Нижегородскому губернскому земству. – Н.Новгород, 1888б. – 11 с.

Варнаховский Н.А., Никольский А.М. Наставление к собиранию гадов // Программы и наставления для наблюдений и собирания коллекций по геологии, почвоведению, метеорологии, гидрологии, нивелировке, ботанике и зоологии. – 7-е изд. – СПб.: Издание Императорского СПб. Общества Естествоиспытателей, 1913. – С. 344–348.

Васильев Д.Б. Черепахи: содержание, болезни и лечение. – М.: Аквариум, 1999. – 424 с.

Васильев Д.Б. Ветеринарная герпетология: ящерицы. – М.: Проект-Ф, 2005. – 480 с.

Васильева Т.С., Дурнев Ю.А. Питание и трофические связи обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в бассейне среднего течения реки Луги (Ленинградская область) // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных: Науч. тр. каф. зоологии. Вып. 12. – СПб., 2012. – С. 21–32.

Ведмедеря В.И. О подвидах степной гадюки *Vipera ursinii* в СССР // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 29–30.

Ведмедеря В.И. Систематика гадюк рода *Pelias* // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1985. – С. 45–46.

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 Саратов. 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.

Вершинин В.Л. Амфибии и рептилии Урала. – Екатеринбург: УрО РАН, 2007. – 171 с.

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.

Вечканов В.С., Альба Л.Д., Ручин А.Б., Кузнецов В.А. Животный мир Мордовии. Позвоночные: Учебное пособие. – Изд. 2. – Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2007. – 292 с.

Викторов Л.В. Земноводные – Amphibia и пресмыкающиеся – Reptilia // Красная книга Тверской области. – Тверь: ООО «Вече Твери»; ООО «Издательство АНТЭК», 2002. – С. 201–207.

Висманис К.О., Ломакин В.В., Ройтман В.Д., Семенова М.К., Трофименко В.Я. Тип Нематгельминты - Nematelminthes // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. Паразитические многоклеточные. (Вторая часть) / Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. – Л.: Наука, 1987. – С. 199–310.

Войтехов М.Я., Лещева Г.С., Флинт В.Е., Формозов Н.А., Гарушияц К.Ю. Короткие заметки о фауне земноводных и пресмыкающихся Москвы и Московской области // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. – М.: Наука, 1989. – С. 43–48.

Волков В.А., Литкенс Е.С., Шапошников Е.С. Центральноелесной заповедник // Заповедники СССР. Заповедники европейской части РСФСР. – Ч. I. – М.: Мысль, 1988. – С. 184–206.

Волчанецкий И.Б., Яльцев Н.П. К орнитофауне Приерусланской степи АССР НП // Уч. записки Саратов. ун-та. – Т. XI, вып. 1. – Саратов: Саратов. ун-т, 1934. – С. 63–93.

Волынчик С.И. Экология змей (Serpentes) Южного Зауралья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Сургут: Сургутский гос. ун-т, 2002. – 24 с.

Волынчик С.И., Стариков В.П. Биотопическое размещение и особенности питания змей Южного Зауралья // Итоги и задачи регионального краеведения (Материалы Всерос. конф. по историч. краеведению). Ч. 2. – Курган: Изд-во Курган. ун-та, 1997. – С. 193–198.

Вопросы герпетологии. – Л.: Ленингр. ун-т, 1964. – 84 с.

- Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1973. – 238 с.
- Вопросы герпетологии. Материалы Первого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. – Пушкино; М.: МГУ, 2001. – 360 с.
- Воробьева А.С. Сравнительная характеристика периферической крови змей Волжского бассейна // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 10. – Тольятти, 2007. – С. 25–30.
- Воробьева А.С., Ганцук С.В. Сезонные изменения периферической крови у гадюки обыкновенной (*Vipera renardi*) и ужа обыкновенного (*Natrix natrix*) в Предуралье // VI Молодежная науч. конф. Ин-та физиологии Коми НЦ УрО РАН: Тез. докл. – Сыктывкар, 2007. – С. 24–26.
- Воробьева А.С., Ганцук С.В., Литвинов Н.А. Характеристика периферической крови степной гадюки *Vipera renardi* // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 9. – Тольятти, 2006. – С. 28–32.
- Воронов Г.А., Демидов В.В. К фауне и экологии рептилий и амфибий Верхнеленя // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1973. – С. 50–51.
- Воронов Г.А., Никулин В.Ф., Акимов В.А., Баландин С.В. Заповедник Басеги // Заповедники СССР. Заповедники европейской части РСФСР. – Ч. I. – М.: Мысль, 1988. – С. 248–264.
- Воронов Л.Н., Воронов Н.П. Животный мир Чувашии. Методическое пособие. – Чебоксары, 1993. – 56 с.
- Гавлюк Э.В., Давыгора А.В., Руди В.Н. Животный мир Оренбургской области (позвоночные). – Оренбург: Оренб. ГПИ, 1993. – 49 с.
- Гаврилов Н.Г., Ососков П.А. Растительный и животный мир // Россия: Полное географическое описание нашего отечества. Настольная и дорожная книга для русских людей. – Т. 6. Среднее и Нижнее Поволжье и Заволжье. – СПб.: Изд-ие А.Ф. Девриена, 1901. – С. 69–110.
- Гайниев С.С. Позвоночные животные Ульяновской области. – Ульяновск, 1959. – 76 с.
- Галеева Д.Н., Гаранин В.И., Замалетдинов Р.И., Павлов А.В. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Республики Татарстан // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. – Н.Новгород: Международный Социально-экологический Союз; Экоцентр «Дронт», 2002. – С. 186–221.
- Ганцук С.В. Особенности температуры тела змей в зависимости от внешних факторов // Экология: проблемы и пути решения: Тез. докл. V межвуз. конф. – Пермь, 1997. – С. 28–30.
- Ганцук С.В., Воробьева А.С. Сравнительная характеристика периферической крови двух видов ящериц Камского Предуралья // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной. Самарская Лука, 2009. – Т. 18, № 1. – С. 47–50.
- Ганцук С.В., Воробьева А.С., Чазова Т.В. Характеристика периферической крови обыкновенной *Vipera berus* и степной *V. renardi* гадюк // Вопросы герпетологии. – СПб., 2008. – С. 101–104.
- Ганцук С.В., Данилина О.А., Литвинов Н.А. и др. К биологии и морфологии пресмыкающихся в Камском Предуралье // Вопросы герпетологии. – Пушкино; М.: МГУ, 2001. – С. 64–67.
- Ганцук 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.
- Ганцук С.В., Литвинов Н.А. Сравнительная характеристика температуры тела рептилий Предуралья и Среднего Поволжья // Биоразнообразие и биоресурсы Среднего Поволжья и сопредельных территорий: Сб. материалов, посвященных 125-летию Казанского гос. пед. ун-та. – Казань, 2002. – С. 128–129.
- Ганцук С.В., Литвинов Н.А. Характеристика некоторых показателей змей Приуралья // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 7. – Тольятти, 2004. – С. 35–37.
- Гаранин В.И. К истории изучения герпетофауны Волжско-Камского края // Вопросы герпетологии. – Л.: Ленингр. ун-т, 1964. – С. 17–18.
- Гаранин В.И. Пресмыкающиеся // Попов В.А., Лукин А.В. Животный мир Татарии (позвоночные). – Казань: Таткнигоиздат, 1971б. – С. 61–68.
- Гаранин В.И. Об охране, воспроизводстве и использовании земноводных и пресмыкающихся // Охрана природы и биогеоценология. – Казань: Казанский ГУ, 1975. – С. 77–96.
- 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, 1977а. – С. 76–79.
- Гаранин В.И. Класс пресмыкающиеся, или рептилии // Животный мир Башкирии. – Уфа: Башкирское кн. изд-во, 1977б. – С. 256–259.
- Гаранин В.И. О месте амфибий и рептилий в биогеоценозах антропогенного ландшафта // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1977в. – С. 63–64.
- 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. Динамика герпетофауны Приказанья // Вопросы герпетологии. – Киев: Наукова думка, 1989. – С. 53–54.
- Гаранин В.И. Возможности и перспективы сохранения офидиофауны в Волжско-Камском крае // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 1. – Тольятти, 1995а. – С. 21–27.
- Гаранин В.И. Рептилии // Красная книга Республики Татарстан. – Казань: Природа; Стар, 1995б. – С. 96–99.
- Гаранин В.И. Три юбилея (к истории герпетологических исследований в Волжско-Камском крае // Вопросы герпетологии. – Пушкино; М.: МГУ, 2001в. – С. 67–69.
- Гаранин В.И., Бакиев А.Г. Библиография по земноводным и пресмыкающимся Волжского бассейна (XVIII–XX вв.). – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2002. – 127 с.
- Гаранин В.И., Егоров И.Я., Рябова Г.А. Животный мир Восточного Закамья (позвоночные). – Альметьевск, 2000. – 237 с.
- Гаранин В.И., Загидуллин Р.Г. К состоянию герпетофауны малых охраняемых территорий // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1985. – С. 51–62.
- Гаранин В.И., Павлов А.В. Герпетология: Учебно-методическое пособие. – Ч. 1. – Казань: Казанский госуниверситет, 2001. – 36 с.
- Гаранин В.И., Павлов А.В. Герпетология[: Учебно-методическое пособие]. – Ч. 2. – Казань: Казанский госуниверситет, 2002. – 41 с.
- Гаранин В.И., Павлов А.В., Бакиев А.Г. Степная гадюка, или гадюка Ренарда *Vipera renardi* (Christoph, 1861) // Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю. Змеи Волжско-Камского края. – Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН, 2004. – С. 61–90.
- Гаранин В.И., Столяров И.Д., Павлов А.В. К фауне позвоночных долины р. Шешмы (Самарская область и Татарстан) // Бюл. «Самарская Лука». – Самара, 1991. – № 1-91. – С. 125–132.
- 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.
- Гелашивили Д.Б., Исаева И.В. Проблема стандартизации змеиных ядов как сырья для фармацевтической промышленности // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 1. – Тольятти, 1995. – С. 4–9.
- Глаголев С.Б., Бармин А.Н., Кондрашин Р.В., Иолин М.М., Шуваев Н.С. Животный и растительный мир Богдинско-Баскунчакского заповедника. – Волгоград: Царицын, 2008. – 128 с.
- Гнучева В.Ф. Материалы для истории экспедиций Академии Наук в XVIII и XIX веках: Хронологические обзоры и описание архивных материалов / АН СССР. Труды Архива. Вып. 4. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. – IV+310 с.
- Головина Н.А. Морфофункциональная характеристика крови рыб – объектов аквакультуры: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., 1996. – 53 с.
- Горбачев С.Н. Позвоночные животные // Природа Орловского края. – Орел, 1925. – С. 411–463.
- Горбунов А.К., Семенова Н.Н., Иванов В.М. Пресмыкающиеся // Бондарев Д.В., Гаврилов Н.Н., Горбунов А.К. и др. Астраханский заповедник. – М.: Агропромиздат, 1991. – С. 115–117.
- Гордеев Д.А. Эколого-морфологическая характеристика гадюки Никольского (*V. nikolskii* Vedmederĵa, Grubant et Rudaeva, 1986) на юге ареала // Современная герпетология: проблемы и пути их решения. Статьи по материалам докладов Первой международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран. – СПб., 2013. – С. 77–81.

Гордеев Д.А., Прилико Н.И., Колякина Н.Н., Жакупова Г.А. Эколого-морфологическая характеристика популяции восточной степной гадюки (*Vipera (Peliás) renardi* (Christoph, 1861)) Волгоградской области // Вопросы герпетологии: материалы Пятого съезда Герпетологического о-ва им. им. А.М. Никольского. – Минск: Право и экономика, 2012. – С. 64–67.

Горелов М.С. Земноводные и пресмыкающиеся // Природа Куйбышевской области. – Куйбышев: Кн. изд-во, 1990. – С. 365–379.

Горелов М.С. Земноводные и пресмыкающиеся Самарской области, нуждающиеся в охране (Страницы Красной книги Самарской области) // Бюл. «Самарская Лука». – № 3-92 – Самара, 1992. – С. 148–154.

Горелов М.С. Гадюка степная и охраняемые природные территории Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 2. – Тольятти, 1996. – С. 47–49.

Горелов М.С., Ланге К.П. Охрана животного мира Куйбышевской области: Учебное пособие. – Куйбышев, 1985. – 80 с.

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.

Горцев В.И. Природа Мордовии. – Саранск: Мордов.кн. изд-во, 1958. – 123 с.

Гриневецкий Б.Б., Клюге Г.А. Растительный и животный мир // Россия: Полное географическое описание нашего отечества. Настольная и дорожная книга для русских людей – Т. 5. Урал и Приуралье. – СПб.: Изд-ие А. Ф. Девриена, 1914. – С. 97–125.

Грубант В.Н., Рудаева А.В., Ведмедеря В.И. Выращивание молоди гадюки обыкновенной в неволе // Экология. – 1972. – № 5. – С. 85–87.

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.

Грушко М.П. Особенности некоторых кроветворных органов прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) // Естественные науки: Журн. фундаментальных и прикладных исследований. – 2009. – № 2 (27) – С. 108–113.

Гумилевский Б.А. О некоторых эколого-фаунистических исследованиях на Валдайской возвышенности // Изв. Всесоюз. географич. о-ва. – 1941. – Т. 73, № 1. – С. 129–136.

Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Дзержинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных. Земноводные, пресмыкающиеся: Учеб. пособие для биол. специальностей ун-тов. – М.: Высш. школа, 1978. – 407 с.

Гусева А.Ю. К вопросу об исследовании герпетофауны Ивановской области // Вопросы инвентаризации фауны. – Иваново: Ивановский госуниверситет, 1992. – С. 49–59.

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.

Давлятов Я.Д., Махмудов Б.Б. Изучение гематологических показателей некоторых рептилий // Докл. АН УзССР. – 1985. – № 10. – С. 53–55.

Даниелян Ф.Д., Сатурян Г.Г. Сезонная и суточная активность степной гадюки в условиях Армении // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1977. – С. 76–77.

Давыдов С. Дендрологический парк имени 60-летия Всероссийского общества охраны природы в городе Сызрани // «Зеленая книга» Поволжья: Охраняемые природные территории Самарской области. – Самара: Кн. изд-во, 1995. – С. 118–120.

Даревский И.С. О пище обыкновенной гадюки // Природа. – 1949. – № 7. – С. 64–65.

- Даркшевич Я.* Бузулукский бор: (Научно-популярная монография). – Чкалов: Чкаловское кн. изд-во, 1953. – 88 с.
- Даркшевич Я.Н.* В Бузулукском бору // По родному краю (краеведческие очерки). – Чкалов: Чкаловское кн. изд-во, 1954. – С. 99–109.
- Даркшевич Я.* В Бузулукском бору // По родному краю (Сборник краеведческих очерков). – Изд. 2.– Чкалов: Чкаловское кн. изд-во, 1956. – С. 173–186.
- Даркшевич Я.Н., Кнорре Е.П., Лаченков С.Т.* Бузулукский бор. – Чкалов, 1940. – 17 с.
- [*Двигубский И.А.*] Изображения и описания животных Российской империи, издаваемые Иваном Двигубским. № 8. – М.: Университ. типография, 1817. – 27 с.
- Двигубский И.* Опыт естественной истории всех животных Российской Империи. – [Т. 4]. Гады, или животныя пресмыкающияся. – М.: Университ. типография, 1832. – 48 с.
- Девышев Р.А.* Позвоночные животные родного края // Природа и люди. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1976. – С. 177–200.
- Десятков В.Л.* Линька у змей // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1977. – С. 80–82.
- Динесман Л.Г.* Роль паводка в экологии амфибий и рептилий дельты Волги. (К вопросу о влиянии паводка на кормовую базу позвоночных животных) // Бюл. МОИП. Отд. биол. – Т. LV, вып. 5. – 1950. – С. 53–58.
- Доценко И.Б.* Каталог коллекций Зоологического музея ННПМ НАН Украины. Змеи. – Киев: Зоомузей ННПМ НАН Украины, 2003. – 86 с.
- Доценко И.Б.* О коллекциях рептилий А.А. Браунера в зоологическом музее ННПМ НАН Украины // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 7. – Тольятти, 2004. – С. 60–70.
- Дробенков С.М.* Экологическая дифференциация доминирующих видов змей фауны Белоруссии // Динамика зооценозов, проблемы охраны и рационального использования животного мира Белоруссии: Тез. докл. VI зоол. конф. – Минск: Наука и техника, 1989. – С. 272.
- 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 токсинологии: 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 токсинологии: 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.* К истории изучения некоторых видов земноводных и пресмыкающихся Московской области // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. – М.: Наука, 1989. – С. 5–10.
- Дунаев Е.А.* Земноводные и пресмыкающиеся Подмосковья. – М.: МосгорСЮН, 1999. – 84 с.
- Дунаев Е.А., Орлова В.Ф.* Разнообразие змей (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). – М.: Изд-во МГУ, 2003. – 376 с.
- Дунаев Е.А., Орлова В.Ф.* Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель. – М.: Изд-во «Фитон+», 2012. – 320 с.
- Дунаев Е.А., Орлова В.Ф., Россолимо О.Л.* Николай Владимирович Шибанов (1903–1960) // Московские герпетологи. – М.: Изд-во КМК, 2003. – С. 467–485.
- Дунаев Е.А., Харитонов Н.П.* Экологические заметки по фауне земноводных и пресмыкающихся Московской области // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. – М.: Наука, 1989. – С. 25–37.
- Емельянов М.А.* Жигули и «кругосветка». – Куйбышев: Куйбышевское краевое изд-во, 1936. – 319 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.
- Ефимов Р.В., Завьялов Е.В., Великов В.А., Табачишин В.Г.* Предварительные данные о генетической дифференциации нижеволжских популяций гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*, Viperidae) по результатам секвенирования генов 12S рибосомной РНК и цитохромоксидазы III // Современная герпетология: Науч. журн. – 2007а. – Т. 7, вып. 1/2. – С. 69–75.
- Ефимов Р.В., Завьялов Е.В., Помазенко О.А., Табачишин В.Г.* Особенности генетической структуры популяций гадюк Никольского (*Vipera nikolskii*) и обыкновенной (*Vipera berus*) в зонах их симпатрического обитания в Поволжье // Бюл. «Самарская Лука». – 2008. – Т. 17, № 4. – С. 718–722.
- Ефимов Р.В., Завьялов Е.В., Табачишин В.Г.* Аспекты экологической сегрегации и технология видовой идентификации гадюковых змей (Reptilia: Viperidae, *Vipera*) в Поволжье на основе генотипирования // Поволжский экол. журн. – 2008. – № 2. – С. 147–153.
- Ефремов И.А.* Фауна наземных позвоночных в пермских медистых песчаниках Западного Приуралья // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. – Т. LIV. – 1954. – 416+XXXIII+[1] с.
- Ефремов П.Г.* Животные лесов и полей // Природа Марийской АССР. – Йошкар-Ола, 1957. – С. 157–177.
- Ефремов П.Г.* Класс пресмыкающиеся // Животный мир Марийской АССР. Наземные позвоночные: земноводные, пресмыкающиеся, млекопитающие. – Йошкар-Ола: Марийское кн. изд-во, 1984. – С. 30–36.
- Жаркова В.К.* Пресмыкающиеся // Животный мир Рязанской области (материалы к фауне Рязанской области). – Рязань, 1971. – С. 55–58.
- Ждокова М.К.* Распространение и некоторые аспекты морфологии степной гадюки *Vipera ursinii* в Калмыкии // Современная герпетология: Сб. науч. тр. – Т. 2. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2003а. – С. 143–147.
- Ждокова М.К.* Эколого-морфологический анализ фауны амфибий и рептилий Калмыкии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Самара: Самарский ГУ, 2003б. – 19 с.
- Ждокова М.К.* Эколого-морфологический анализ фауны амфибий и рептилий Калмыкии: Дис. ... канд. биол. наук. – Саратов, 2003в. – 262+[21] с.
- Ждокова М.К., Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В.* Обзор фауны амфибий и рептилий Калмыкии // Вторая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1999. – С. 20–21.
- Ждокова М.К., Пресняков В.А.* Ранняя находка степной гадюки в Калмыкии // Современная герпетология: Сб. науч. тр. – Вып. 1. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2000. – С. 70–71.
- Ждокова М.К., Шляхтин Г.В.* Меланизм в популяциях песчаного удавчика и степной гадюки на территории Калмыкии // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения. – Вып. 5. – Саратов: Научная книга, 2002. – С. 50.
- Ждокова М.К., Шляхтин Г.В., Завьялов Е.В.* Герпетофауна Калмыкии: видовой состав, относительная численность, внутривековая динамика распространения // Поволжский экологический журнал. – 2002. – № 2. – С. 158–162.
- Животные Прикамья. Книга II. Позвоночные: Учебное пособие. – Пермь: Книжный мир, 2001. – 168 с.
- Животный мир Башкортостана. – Уфа: Китап, 1995. – 312 с.
- Животная земноводная // Справочная книга Пензенской губернии. – Т. 2. – 1901. – С. 38.
- Жизнь животных. – Т. 4, ч. 2. Земноводные, пресмыкающиеся. – М.: Просвещение, 1969. – 488 с.
- Жизнь животных. – Изд. 2-е. – Т. 5. Земноводные. Пресмыкающиеся. – М.: Просвещение, 1985. – 399 с.
- Житенева Л.Д., Полтавцева Т.Л., Рудницкая О.А.* Атлас нормальных и патологически измененных клеток крови рыб. – Ростов н/Дону, 1989. – 112 с.
- Житков Б.* Очерки природы среднего Поволжья // Естествознание и география. – 1900. – Год V. – Ноябрь. – С. 1–21.
- Забиякин В.А., Володина Е.А.* Эколого-морфологические особенности популяции гадюки обыкновенной (*Vipera berus* L.) на территории Кумьинского заказника Республики Марий Эл // Третьи Вавиловские чтения. Социум в преддверии XXI века: итоги пройденного пути, проблемы настоящего и контуры будущего: Материалы постоянно действующей всерос. междисциплинарной науч. конф. Ч. 2. – Йошкар-Ола, 1999. – С. 163–165.

- Заварзин А.А. Сравнительная гистология тканей внутренней среды у позвоночных животных // Очерки эволюционной гистологии и соединительной ткани. Т. 4. – М., 1953. – С. 207–304.
- 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, 1998а. – С. 182–183.
- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. Современное состояние популяций амфибий и рептилий на территории Астраханского газоконденсатного месторождения // Проблемы экологической безопасности Нижнего Поволжья в связи с разработкой и эксплуатацией нефтегазовых месторождений с высоким содержанием сероводорода. – Саратов, 1998б. – С. 142–148.
- 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, 2002а. – С. 67–68.
- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В. Современное распространение и морфологическая характеристика степной гадюки (*Vipera ursinii*) в Поволжье // Вопросы герпетологии. – Пушкино; М.: МГУ, 2001. – С. 101–104.
- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В. Современное распространение рептилий на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология: Сб. науч. тр. – Т. 2. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2003. – С. 52–67.
- 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.
- Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Пискунов В.В. и др. Хищные птицы Саратовской области // Беркут. – 1999. – Т. 8, вып. 1. – С. 21–45.
- Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г. Основные этапы в истории изучения фауны пресмыкающихся и птиц севера Нижнего Поволжья // Естественно-историческое краеведение: прошлое и настоящее: Сб. науч. тр. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1998. – С. 82–122.
- Зайцев В.А. Позвоночные животные северо-востока центрального региона России (виды фауны, численность и ее изменения). – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. – 513 с.
- Зайцева О.В. Полипептидный состав ядовитого секрета некоторых видов гадюк // Экологический сборник 2: Труды молодых ученых Поволжья. – Тольятти: ИЭВБ РАН, Изд-во «Кассандра», 2009. – С. 226–229.
- Зайцева О.В. Популяционные особенности ядовитого секрета обыкновенной гадюки *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) в Волжском бассейне: Дис. ... канд. биол. наук. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2011. – 108 с.
- Зайцева О.В., Шуришина И.В., Маленев А.Л., Бакиев А.Г. Ферментативные активности яда обыкновенной гадюки из двух популяций Среднего Поволжья // Материалы научной конференции «Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики». – Тольятти: Волжский университет им. В.Н. Татищева, 2007. – С. 98–103.
- Зарудный Н. Материалы для фауны амфибий и рептилий Оренбургского края // Bull. Société Impériale des Naturalistes de Moscou. Année 1895. Nov. Série. – Т. 9, № 3. – 1896. – Р. 361–370.
- Зеленова Л., Кунаков М. Животный мир // Растительный и животный мир Калужской области. – Вып. 2. – Калуга: Калужское кн. изд-во, 1962. – С. 186.
- Земноводные и пресмыкающиеся Альфреда Брема. – Т. 2. – Спб.: Русское книжное товарищество «Деятель», 1914. – 762+[4] с.
- Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. – М.: Наука, 1989. – 178 с.
- Зерова Г.А., Чхиквадзе В.М. Обзор кайнозойских ящериц и змей СССР // Изв. АН ГССР. Сер. биол. – 1984. – Т. 10, № 5. – С. 319–326.
- 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., Бакиев А.Г. Об изменении северной границы ареала степной гадюки, *Vipera renardi* (Reptilia, Viperidae), в европейской части России // Vestnik zoologii. – 2007. – 41 (5). – С. 478.

Зинякова М.П. Сезонная характеристика гематологических показателей прыткой ящерицы // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1985. – С. 79–80.

Зинченко Л.И. Система крови рептилий в различные сезоны года и при гормональных воздействиях // Вопросы гематологии и переливания крови. Т. 2. –Ташкент, 1975. – С. 18–19.

Змеи Восточной Европы: Материалы международной конференции. – Тольятти, 2003. – 96 с.

Зограф Н. Очерк природы Рузского уезда // Естествознание и география. – 1901. – № 1. – С. 1–24.

[Зябловский Е.] Землеописание Российской империи для всех состояний Санктпетербургского Педагогического Института Ординарного Профессора Евдокима Зябловского. – Ч. IV. – СПб., 1810. – 466 с.

Иванов И.М., Петров Ф.Н. Растительный и животный мир Архангельской и Вологодской областей. Краткий очерк. – Архангельск: Архоблиздат, 1938. – 91 с.

Иванов Н.В. Позвоночные животные Марийской АССР // Очерки о животных Марийской АССР. – Йошкар-Ола: Марийское кн. изд-во, 1983. – С. 62–91.

Иванова Н.Т. Атлас клеток крови рыб. – М.: Лесная промышленность, 1983. – 184 с.

Иванова Н.Т. Система крови. Материалы к сравнительной морфологии системы крови человека и животных. – Ростов н/Дону, 1995. – 156 с.

Ивантер Э.В., Коросов А.В. Земноводные и пресмыкающиеся. – 3 изд. – Петрозаводск: ПетрГУ, 2002. – 160 с.

Идрисова Л.А., Фурман А.А., Хайрутдинов И.З. Анализ асимметрии фоллидоза степной гадюки Башкирова (*Vipera (Peliias) renardi bashkirovi*, Garanin et al. 2004) в ГПКЗ «Спасский» // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2014. – Т. 16, № 5 (1). – С. 424–429.

Идрисова Л.А., Хайрутдинов И.З. Особенности внешней морфологии степной гадюки в Татарстане // Вопросы герпетологии: материалы Пятого съезда Герпетологического о-ва им. А.М. Никольского. – Минск: Право и экономика, 2012. – С. 93–96.

Иксанова А.М., Файзулин А.И. Низшие наземные позвоночные (земноводные, пресмыкающиеся) проектируемого заказника в районе «Щучьи Горы» (Республика Татарстан) // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 9. – Тольятти, 2006. – С. 72–74.

Ильин В.Ю. Распространение обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Пензенской области // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1995. – С. 18–19.

Ильин В.Ю., Смирнов Д.Г., Титов С.В. Стациальная приуроченность и относительная численность пресмыкающихся в полупустыне Западного Казахстана // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1995. – С. 20–22.

Ильин В.Ю., Фролов В.В., Быстракова Н.В. и др. Позвоночные животные – кандидаты в Красную книгу Пензенской области // Междунар. конф. «Изучение и охрана биологического разнообразия ландшафтов Русской равнины»: Сб. материалов. – Пенза, 1999. – С. 197–202.

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.

Ильинский Н.В. Вологодский край. Ч. I. Естественные производительные силы. – Вологда: Изд. Вологод. губ. отдела нар. образования, 1928. – С. 122.

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 токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 8. – Тольятти, 2005. – С. 55–57.

Калабухов Н.И. Спячка животных. – Изд. 3-е, доп. – Харьков: Изд-во Харьк. гос. ун-та им. А.М. Горького, 1956. – 286 с.

Калецкая М.Л. Фауна земноводных и пресмыкающихся Дарвинского заповедника и ее изменения под влиянием Рыбинского водохранилища // Рыбинское водохранилище. Ч. 1. – М.: МОИП, 1953. – С. 171–186.

Калецкая М.Л. К биологии гадюки // Природа. – 1956. – №5. – С. 101–102.

- Калецкая М.Л., Немцова С.Ф., Скокова Н.Н.* Дарвинский заповедник // Заповедники СССР. Заповедники Европейской части РСФСР. – Ч. I. – М.: Мысль, 1988. – С. 152–184.
- 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.
- Катица Ф.С.* Тайны славянских богов. – М.: РИПОЛ классик, 2006. – 416 с.
- Караваев А.А., Белоусов Е.М.* Некоторые данные по питанию пресмыкающихся птицами Украины // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 62–63.
- [Кармышев] Кармышев Ю.В.* Плазуни півдня степової зони України (поширення, мінливість, систематика та особливості біології): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – Київ, 2002. – 20 с.
- Кармышев Ю.В., Табачишин В.Г.* Эколого-морфологическая характеристика крымских и нижневолжских популяций степной гадюки (*Vipera (renardi) ursinii*) // Змеи Восточной Европы: Материалы международной конференции. – Тольятти, 2003. – С. 26–29.
- Карпуть И.М.* Гематологический атлас сельскохозяйственных животных. – Мн.: Ураджай, 1986. – 183 с.
- Каталог Зоологического отдела Пермского Музея. – Вып. II, отдел V. Пресмыкающиеся, земноводные, рыбы и низшие животные. – Пермь: Типо-Литография Губернского Правления, 1905. – 8 с.
- Каталог Казанского городского музея. Отдел естественно-исторический. – Казань, 1909. – 7 с.
- Кесслер К.Ф.* Заметка о ящерицах и змеях, собранных И.Б. Ауэрбахом на горе Большой Богдо, во время путешествия 1854 года // Записки Императорского Русского Географического Общества. По общей географии. – 1871. – Т. IV. – 69–75.
- Кизерицкий В.А.* Водяной уж на Средней Волге // Природа. – 1939. – № 3. – С. 71–72.
- Киреев В.А.* Новые данные о распространении некоторых видов земноводных и пресмыкающихся в Калмыкии // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1973. – С. 97–98.
- Киреев В.А.* Земноводные и пресмыкающиеся Калмыкии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Киев: Ин-т зоол. АН УССР, 1982. – 20 с.
- Киреев В.А.* Животный мир Калмыкии. Земноводные и пресмыкающиеся. – Элиста: Калмыцкое кн. изд-во, 1983. – 112 с.
- Киреев В.А.* История формирования герпетофауны Калмыкии и ее зоогеографические особенности // Проблемы региональной фауны и экологии животных: Сб. науч. тр. – Ставрополь, 1987. – С. 59–64.
- Кириков С.В.* В лесах и степях Южного Урала. – М.: Гос. изд-во геогр. лит., 1953. – 168 с.
- Кириллов А.А.* Гельминты пресмыкающихся Среднего Поволжья (фауна, экология, биоиндикация): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2002. – 19 с.
- Киселев В.Е.* Охраняемые земноводные и пресмыкающиеся Вологодской области: (Методические рекомендации учителю биологии). – Вологда, [1987] 1986. – 23 с.
- Ковальчук Л.В., Чередеев А.Н.* Иммунорегуляторная роль моноцитов в норме и при иммунопатологии // Итоги науки и техники. – Т. 27. – 1991. – 217 с.
- Коли Г.* Анализ популяций позвоночных. – М.: Мир, 1979. – 362 с.
- Колобаев Н.Н.* О герпетофауне бассейна реки Вишеры: анализ литературы, маршрутное обследование // Заповедное дело: Науч.-метод. записки комиссии по заповедному делу. Вып. 3. – М., 1998. – С. 39–50.
- Коржуев П.А.* Гемоглобин. – М.: Наука, 1964. – 387 с.
- Коржуев П.А., Круглова Г.В., Свиридова А.Н.* Некоторые эколого-физиологические особенности рептилий // Зоол. журн. – 1957. – Т. 57, № 2. – С. 246–259.
- 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, 2000а. – 51 с.
- Коросов А.В.* Рептилии Карело-Кольского края // Биогеография Карелии. Тр. КНЦ РАН. Петрозаводск, 2000б. Вып. 2. – С.96–102.
- Коросов А.В.* О питании обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Карелии // Современная герпетология: Сб. науч. тр. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2003. – Т. 2. – С. 91–99.
- Коросов А.В.* Анализ смертности в островных популяциях обыкновенной гадюки // Современная герпетология: Сб. науч. тр. – Т. 3/4. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2005. – С. 71–83.

- Коросов А.В.* Экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) на Севере (факты и модели). – Петрозаводск: Изд-во Петрозаводского госуниверситета, 2010. – 264 с.
- Коросов А.В.* Зимовка обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) с эмбрионами // Принципы экологии (науч. электронный журн.). – 2012. – Т. 1, № 1. – С. 52–57.
- Коросов А.В.* Технология системной экологии (с иллюстрациями) // Теоретические проблемы экологии и эволюции: Шестые Любичевские чтения, 11-й Всероссийский популяционный семинар и Всероссийский семинар «Гомеостатические механизмы биологических систем» с общей темой «Проблемы популяционной экологии». Тольятти: Кассандра, 2015. – С. 171–175.
- Коросов А.В., Ивантер Э.В.* Изменчивость фенологических явлений в жизни гадюки в условиях Карелии // Змеи Восточной Европы: Материалы международной конференции. – Тольятти, 2003. – С. 34–35.
- Коросов А.В., Фомичев С.Н.* Структура трофических отношений в островном зооценозе: доминирование обыкновенной гадюки // Вопросы герпетологии. – СПб., 2008. – С. 191–197.
- Косарева Н.А.* Рептилии юга Сталинградской области. (Предварительное сообщение) // Уч. записки Сталингр. гос. пед. ин-та им. А.С. Серафимовича. Вып. 2. Зоология, ботаника, химия. – Сталинград: Обл. книгоизд-во, 1950. – С. 227–240.
- Котенко Т.И.* О степной гадюке (*Vipera ursinii renardi*) на юге Украины // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 73.
- Котенко Т.И.* Темпы роста и линька степной гадюки на Украине // Вестн. зоол. – 1989. – № 3. – № 3. – С. 55–58.
- Красавцев Б.А.* О питании некоторых змей в Дагестане // Известия 1 и 2-го СКПИ. – Т. 2/11. – Орджоникидзе, 1934. – С. 221–222.
- Красавцев Б.А.* Исследование питания амфибий и рептилий: Дис. ... канд. биол. наук. – М.: МГУ, 1938. – 162 с.
- Красильников В.Н.* О возможности использования морфологических показателей клеток крови рептилий для разрешения вопросов их систематики и филогении // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1973. – С. 106–107.
- Красная книга Российской Федерации (животные). – М.: АСТ; Астрель, 2001. – 860 с.
- Краткая географическая энциклопедия. – Т. 1.– М.: Советская Энциклопедия, 1960. – 564 с.
- Крживоблоцкий Я.* Костромская губерния / Материалы для географии и статистики России, собранные офицерами генерального штаба. Т. 12. – СПб.: Тип. Н. Тиблена и К°, 1861. – С. 159.
- Кривошеев В.А.* Красная книга Ульяновской области: земноводные и пресмыкающиеся // Природа Симбирского Поволжья: Сб. науч. трудов. Вып. 3. – Ульяновск, 2002а. – С. 157–165.
- Кривошеев В.А.* Эколого-фаунистическая характеристика низших наземных позвоночных Ульяновской области и рекомендации по сохранению их разнообразия: Дис. ... канд. биол. наук. – Ульяновск: Ульяновский ГУ, 2002б. – 206 с.
- Кривошеев В.А.* Гадюка степная // Красная книга Ульяновской области (грибы, животные). Т. 1. – Ульяновск: УлГУ, 2004. – С. 163–164.
- Кривошеев В.А.* Кадастр фауны: амфибии и рептилии Ульяновской области. Экология и охрана. – Ульяновск: УлГУ, 2006. – 234 с.
- Кривошеев В.А.* Кадастр фауны: амфибии и рептилии Ульяновской области. Экология и охрана. – Ульяновск: Издательская группа «Артишок», 2008. – 228 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.
- Кривошеков И.Я.* Географический очерк Пермской губернии. – Пермь: Типография Губернской Земской Управы, 1904. – 38 с.
- Круликовский Л.К.* Заметка о фауне гадов окрестностей г. Сарапула // Записки Урал. о-ва Любителей Естествознания. – Т. XI. – 1888. – С. 233–235.
- Круликовский Л.* Зоологические заметки. II. К сведениям о фауне гадов Вятской губернии // Записки Урал. о-ва любителей естествознания. – Т. 22. – 1901. – С. 1–4.

- Круликовский Л.К.* Зоологические заметки. IV. Еще о гадах Вятской губ. // Записки Урал. о-ва любителей естествознания. – Т. 23. – 1902. – С. 119.
- Круликовский Л.* Мелкие зоологические заметки // Записки Урал. о-ва любителей естествознания. – Т. 35, вып. 1. – 1915. – С. 5–8.
- Кубанцев Б.С.* Батрахо и герпетологические исследования в Нижнем Поволжье // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: 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 // Всесоюз. совещание по проблеме кадастра и учета животного мира. – Ч. III. – Уфа: Башк. кн. изд-во, 1989. – С. 280–282.
- Кубанцев Б.С., Косарева Н.А.* Новые данные о распространении и численности некоторых видов животных в Волго-Донском междуречье Волгоградской области // Ученые записки Волгоградского гос. пед. ин-та им. А.С. Серафимовича. Вып. 16. – Волгоград, 1964. – С. 90–99.
- 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 А.А., Кудрявцева Л.А.* Клиническая гематология животных. – М.: Колос, 1974. – 339 с.
- Кудрявцев С.В., Мамет С.В.* Ядовитые змеи: доступно о главном. – М.: Книжный дом «Университет», 1998. – 43 с.
- Кузнецов Н.Н.* Животный мир // Географическое описание Татарской С. С. Республики: Природа края. – Казань: Госиздат, 1922. – Ч. 1. – С. 223–243.
- Кузьмин С.Л.* Введение // И.Н. Лауренти. Образец медицины, представляющий сжатый и исправленный перечень пресмыкающихся, с опытами относительно ядов и противоядий австрийских пресмыкающихся (перевод с латинского и комментарии С.Л. Кузьмина). – М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. – С. 3–9.
- Кузьмин С.Л., Семенов Д.В.* Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. – 139 с.
- Кукушкин О.В.* *Vipera renardi puzanovi* ssp. nov. (Reptilia, Serpentes, Viperidae) – новый подвид степной гадюки из Горного Крыма // Современная герпетология. – 2009. – Т. 9, вып. 1/2. – С. 18–40.
- Кукушкин О.В.* Распространение, репродуктивные особенности, размерно-возрастная структура и современное состояние популяций степной гадюки, *Vipera renardi* (Christoph, 1861), в Крыму // Карадаг. История, геология, ботаника, зоология : Сб. науч. тр., посвящ. 90-летию Карадаг. науч. станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадаг. природ. заповедника НАН Украины. Кн. 1. — Симферополь : СОНАТ, 2004. — С. 397-424.
- Кулагин Н.* Заметки о московских земноводных и пресмыкающихся // Известия Имп. О-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии. – Т. LIV / Летопись зоол. деят-ти О-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии. – Т. I. – 1888а. – С. 160–162.
- Кулагин Н.М.* Списки и описание коллекции земноводных и пресмыкающихся Музея // Известия Имп. О-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии. – Т. LVI, вып. 2 / Труды Лаборатории при Зоологическом Музее Имп. Московского Университета. – Т. IV, вып. 2. – 1888б. – С. 1–39.
- Кулагин Н.М.* III. Amphibia. IV. Reptilia // Dwigubsky I. Primitiae Faunae Mosquensis. Опыт каталога представителей московской фауны. – М., 1892. – С. 9–10.
- Кунаков М.Е.* Животный мир Калужской области. – Тула: Приокское кн. изд-во, 1979. – 168 с.
- Купер Э.Л.* Сравнительная иммунология. – М.: Мир, 1980. – 442 с.
- Куранова В.Н., Зинченко В.К.* Популяционные отличия показателей биопродуктивности обыкновенной гадюки юго-востока Западной Сибири // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1985. – С. 118–119.
- 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.
- Кучеров Е.В.* Календарь природы Башкирии. – Уфа: Башкирское кн. изд-во, 1960. – 84 с.
- Кучеров Е.В.* По Южному Уралу. – Уфа: Слово, 1996. – 576 с.
- Лада Г.А.* Линька и сезонная активность питания обыкновенной гадюки в Тамбовской области // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 82.

- Лазарев А. Село Шишовка Казаковской волости Сызранского уезда // Краеведческий сборник. Вып. III / Об-во изучения Ульяновского края. – Ульяновск, 1928. – С. 71–74.
- Лазарева О.Г. Особенности населения рептилий и бесхвостых амфибий в некоторых районах севера и юга Ивановской области // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1995. – С. 30–32.
- Лазарева О.Г. Внешняя морфология обыкновенной гадюки *Vipera berus* (Squamata, Viperidae) с территории Ивановской области // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конф. – Тольятти, 2003а. – С. 47–50.
- Лазарева О.Г. Змеи Ивановской области: численность, распределение, краткий морфологический и биологический очерк // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 6. – Тольятти, 2003б. – С. 63–70.
- Ламброс Р.А., Недялков А.Д. Производство яда гадюки обыкновенной без изъятия змей из природы // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1977. – С. 128–129.
- Ларионов П.Д. К экологии обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Якутии // Зоол. журн. – 1977. – Т. 56, № 6. – С. 219–223.
- Лебедевский. Военно-статистическое обозрение Нижегородской губернии // Военно-статистическое обозрение Российской империи. – Т. IV, ч. 4. – СПб.: Типография Департамента Генерального Штаба, 1852. – 137 с.
- Левкиевская Е.Е. Мифы русского народа. – М.: ООО «Изд-во Астрель»; ООО «Изд-во АСТ», 2002. – 528 с.
- Леонтьева О.А., Харитонов Н.П. Обыкновенная гадюка // Красная книга Московской области. – М.: Аргус; Русский университет, 1998. – С. 93.
- [Лепехин И.И.] Дневные записки путешествия доктора и Академии Наук адъюнкта Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства, 1768 и 1769 году. – [Ч. 1]. – СПб., 1771. – [VIII]+538 с.
- [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.
- Лепин А.Т. Обзор амфибий и рептилий Жигулевского заповедного участка. – [1939]. – 7 с.
- Лепин А.Т. Амфибии и рептилии Жигулевского заповедного участка // Социально-экологические проблемы Самарской Луки. – Куйбышев, 1990. – С. 149–152.
- Литвинов Н.А. К вопросу о распространении амфибий и рептилий в Пермской области // Вид и его продуктивность в ареале. – Ч. V. Вопросы герпетологии. – Свердловск, 1984. – С. 28–29.
- Литвинов Н.А. Пресмыкающиеся, или рептилии // Животный мир Прикамья. – Пермь: Кн. изд-во, 1989. – С. 34–36.
- Литвинов Н.А. Температурные условия обитания степной гадюки *Vipera renardi* в весеннее время в песках Волго-Ахтубинской дельты // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 8. – Тольятти, 2005. – С. 111–116.
- Литвинов Н.А., Ганищук С.В. О четырех видах рептилий в Камском Предуралье // Изучение и охрана биологического разнообразия природных ландшафтов Русской равнины: Материалы Междунар. науч. конф. – Пенза, 1999а. – С. 233–237.
- Литвинов Н.А., Ганищук 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.
- Лоскутова И.А. Земноводные и пресмыкающиеся // Флора и фауна заповедников. – Вып. 67. Позвоночные животные заповедника «Шульган-Таш». – М., 1998. – С. 9–11.
- Магдеев Д.В. Адаптивное поведение степной гадюки на границе ареала // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1995. – С. 35–37.
- 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, ОНП «Парквей», 1999. – С. 191–200.
- Магдеев Д.В., Бакиев А.Г. Изучение фауны гадюк Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии. Вып. 1. – Тольятти, 1995. – С. 38–40.

Магдеев Д.В., Дегтярев А.И. Биология, распространение степной гадюки (*Vipera ursini renardii*) в Самарской области и ее разведение в Самарском зоопарке // Научные исследования в зоологических парках. Вып. 15. – Самара, 2002. – С. 93–99.

Магдеев Д.В., Павлов С.И. Использование *Vipera ursini* в качестве индикатора состояния степных биотопов // Региональные эколого-фаунистические исследования как научная основа фаунистического мониторинга: Научно-практич. конф. Тез. докл. – Ульяновск: Изд. Ул. гос. пед. ун-та, 1995. – С. 173–174.

Маленев А.Л., Бакиев А.Г., Зайцева О.В., Шуришина И.В. Протеолитическая активность и пептидный состав яда самцов и самок обыкновенной гадюки из Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 10. – Тольятти, 2007а. – С. 94–100.

Маленев А.Л., Бакиев А.Г., Зайцева О.В., Шуришина 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., Зайцева О.В., Шуришина 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. 1040–1044.

Маленев А.Л., Бакиев А.Г., Песков А.Н. Содержание и эксплуатация обыкновенной гадюки в Тольяттинском серпентарии (итоги экспериментальной работы) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – Т. 2, № 2 (4). – 2000. – С. 334–338.

Маленев А.Л., Бакиев А.Г., Шуришина И.В., Зайцева О.В. Протеолитическая активность нативного и сухого яда самцов и самок обыкновенной гадюки // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 9. – Тольятти, 2006а. – С. 118–122.

Маленев А.Л., Горелов Р.А., Бакиев А.Г. Токсичность яда обыкновенной гадюки *Vipera berus* для озерных лягушек *Pelophylax ridibundus* // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2013. – Т. 15, № 3 (7). – С. 2337–2340.

Маленев А.Л., Зайцева О.В. Размеры и масса мертворожденных обыкновенных гадюк из Пермского края // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2014. – Т. 23, № 2. – С. 226–228.

Маленев А.Л., Зайцева О.В., Бакиев А.Г. Внутривидовые различия свойств ядовитого секрета обыкновенной гадюки *Vipera berus* в Волжском бассейне // Вопросы герпетологии: материалы Пятого съезда Герпетологического о-ва им. А.М. Никольского. – Минск: Право и экономика, 2012. – С. 187–190.

Маленев А.Л., Зайцева О.В., Бакиев А.Г., Зиненко А.И. Обыкновенная гадюка на границе речных бассейнов Волги и Дона: особенности морфологии змей и свойств ядовитого секрета в популяции из Пензенской области // Современная герпетология. – 2010. – Т. 10, вып. 3/4. – С. 115–120.

Маленев А.Л., Зайцева О.В., Бакиев А.Г., Ручин А.Б., Рыжов М.К. Активность ферментов и пептидный состав ядовитого секрета обыкновенных гадюк, обитающих в Республике Мордовия // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных: Материалы II Междунар. науч. конф. – Саранск: Типография ООО «Мордовия-ЭКСПО», 2009. – С. 104–106.

Маленев А.Л., Зайцева О.В., Шуришина И.В., Наумкина Н.А., Павлов А.В. Токсичность и биохимические свойства яда обыкновенной гадюки *Vipera berus* из Республики Татарстан // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 9. – Тольятти, 2006б. – С. 123–126.

Мальчевский А.С. Фауна позвоночных животных узких полезашитных лесных полос Заволжья (с точки зрения сложения биоценозов и значения их изменения): Дис. ... канд. биол. наук. – Л.: ЛГУ, 1941. – 286 с.

Мальчевский А.С. Роль птиц в полезашитных лесных полосах Заволжья // Вестник ЛГУ. – № 4. – 1947. – С. 28–39.

Маннапова Е.И., Пестов М.В. Итоги кадастровых герпетологических исследований в Нижегородской области // Вопросы герпетологии. – Пушино; М.: МГУ, 2001. – С. 185–188.

Маньковский К.В. Особенности распространения и некоторые вопросы экологии обыкновенной гадюки в Красно-Самарском лесничестве: Дипл. работа. – Куйбышев: Куйбышевский ГУ, каф. зоол., 1980. – 35 с.

- Марков Г.С., Иванов В.П., Никулин В.П., Чернобай В.Ф.* Гельминтофауна пресмыкающихся дельты Волги и прикаспийских степей // Тр. Астраханского заповедника. Вып. 6. – Астрахань, 1962. – С. 145–172.
- Марков Г.С., Косарева Н.А., Кубанцев Б.С.* Материалы по экологии и паразитологии ящериц и змей в Волгоградской области // Паразитические животные. – Волгоград, 1969. – С. 198–220.
- Мартино К.В.* Ящеричная змея уничтожает гадюк // Природа. – 1961. – № 9. – С. 109–110.
- Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. – Н.Новгород: Международный Социально-экологический Союз; Экоцентр «Дронт», 2002. – 221 с.
- Махмудов Б.Б.* Межпопуляционные различия гематологических показателей крови у разноцветного полоза // Вопросы герпетологии. – Киев: Наук. думка, 1989. – С. 157–158.
- Махмудов Б.Б., Ишанова И.* Изучение гематологических показателей и сыворотки крови у некоторых видов змей // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1985. – С. 136–137.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание четвертое. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2004. – 223 с.
- Миллер И.Д., Скалон О.В., Рябов С.А.* Батрахо- и герпетофауна Тульской области // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1985. – С. 140–141.
- Мильков Ф.Н.* Среднее Поволжье: Физико-географическое описание. – М.: Изд-во АН СССР, 1953. – 262 с.
- Мильто К.Д.* Распространение и морфологические особенности черной лесостепной гадюки // Змеи Восточной Европы: Материалы международной конференции. – Тольятти, 2003. – С. 56–57.
- Минаева Т.М.* Курган эпохи бронзы близ станицы Дурновской в Сталинградской области // Советская археология. – 1959. – № 3. – С. 212–215.
- Миронова О.* География Башкирии. Краткое описание А.Б.С.С.Р. в физическом, этнографическом, промышленном и административном отношениях. – Уфа: Издание «Башкнига» и Башнаркомпроса, 1926. – 73 с.
- Мозель Х.* Обзорение местных животных // Материалы для географии и статистики России, собранные офицерами генерального штаба: Пермская губерния. – Ч. 1. – СПб., 1864. – С. 271–275.
- Мориц Л.Д.* О змеях северного Кавказа // Любитель природы. – 1916а. – № 1–2. – С. 1–21.
- Мороз В.А.* Материалы по фауне пресмыкающихся заповедника «Провальская степь» // Проблемы и стратегия сохранения аридных экосистем Российской Федерации: Сб. науч. статей. – Ахтубинск: Царицын, 2007. – С. 33–36.
- Мурграф Е.Н., Маннапова Е.И., Мясникова Н.А., Черемина О.А., Шеркунов С.А.* Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Владимирской области // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. – Н.Новгород: Международный Социально-экологический Союз; Экоцентр «Дронт», 2002. – С. 154–166.
- 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.
- Мурзаева С.В., Маленев А.Л., Бакиев А.Г., Миронова Г.Д.* Перспективы использования ядов змей в медицинской практике // Успехи современного естествознания. – 2008. – № 7.
- Мухелишвили Т.А.* Пресмыкающиеся Восточной Грузии. – Тбилиси: Мецниереба, 1970. – 244 с.
- Назаренко В.А., Осипова В.Б.* Земноводные и пресмыкающиеся Ульяновской области // Вторая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1999. – С. 39–41.
- Назаренко В.А., Осипова В.Б., Царев Г.Н., Абрахина И.Б.* Полевая практика по зоологии (учебное пособие). – Ульяновск: УлГПУ, 1999. – 109 с.
- Назаренко В.А., Осипова В.Б., Царев Г.Н., Зусмановский Г.С.* Животный мир Ульяновской области (учебное пособие). – Ульяновск: ИПК ПРО, 2000. – 60 с.
- Накаренко Е.Г.* Экологические аспекты формирования герпетофауны северного Прикаспия и тенденции ее современного развития: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Н.Новгород: ННГУ, 2002. – 23 с.
- Наумкина Н.А., Павлов А.В.* Медицинское значение обыкновенной гадюки на территории РТ // Вестн. Татарского отделения Российской Экологической Академии. – 2006. – № 2 (28). – С. 47–50.
- Некрылова А.Ф.* Круглый год. Русский земледельческий календарь. – М.: Правда, 1991. – 496 с.

- Неручев В.М., Гаранин В.И.* Борис Аркадьевич Красавцев (1909–1943): биография и вклад в отечественную герпетологию // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – Т. 158. Герпетологические исследования на Кавказе. – Л.: Наука, 1986. – С. 20–25.
- Нечаев В.А., Коротков Ю.М.* Трофические связи птиц с амфибиями и рептилиями в Приморье и Приамурье // Вестник зоологии. – 1972. – № 6. – С. 49–53.
- Никитенко М.Ф.* Пресмыкающиеся Советской Буковины // Животный мир Советской Буковины. – Черновцы, 1959. – С. 134–159.
- Никитин В.Н.* Гематологический атлас сельскохозяйственных и лабораторных животных. – М.: Сельхоз. литература, 1956. – 157 с.
- Никитин Е.А.* Плейстоценовые отложения и образование рельефа Самарской области. – Самара, 2002. – 120 с.
- Николаев В.А.* Животный мир Калужской губернии // Очерки Калужской губернии. Сборник первый. – Калуга: Калужское Губернское Общество Краеведения, 1925. – Раздел 2. – С. 2–22.
- Николаев С.* Природа нашего края. – Пермь, 1951. – 202 с.
- Никольский А.М.* Гады и рыбы. Библиотека естествознания. – СПб.: Акц. Общ. Брокгауз-Ефрон, 1902. – 874 с.
- Никольский А.М.* Пресмыкающиеся и земноводные Российской империи. (Herpetologia rossica) // Записки Имп. Акад. Наук. VIII серия. Физ.-матем. отд. – Т. XVII, № 1. – СПб., [1906] 1905. – 518 с.
- Никольский А.М.* Определитель пресмыкающихся и земноводных Российской Империи. – Харьков: Русская Типография и Литография, 1907. – 182 с.
- Никольский А.М.* Кавказские виды степного удава (Егух) // Известия Кавказского музея. – Тифлис, 1910. – Т. 5, вып. 1. – С. 85–93.
- Никольский А.М.* Новые для русской фауны пресмыкающиеся из южной части Приморской области // Ежегодн. Зоол. Муз. Имп. Акад. Наук. – 1914. – Т. 19, № 1. – С. 88–91.
- Никольский А.М.* Фауна России и сопредельных стран: Пресмыкающиеся (Reptilia). – Т. 2. Ophidia. – Петроград, 1916. – 350 с.
- Никольский А.М.* Фауна России и сопредельных стран: Земноводные (Amphibia). – Петроград, 1918. – 310 с.
- Нишанбаев К.Н., Турдыев А.А.* Субмикроскопическая характеристика элементов крови некоторых представителей амфибий и рептилий // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1973. – С. 134–135.
- Носкова О.Л.* Иоганн Петер Фальк – последователь Карла Линнея в России // Изв. СамНЦ РАН. – 2007. – Т. 9, № 4. – С. 1103–1106.
- Носова Т.М., Ковригина А.М., Павлов С.И. и др.* Фауна города Самары: Учебное пособие. – Самара: ПГСГА, 2012. – 212 с.
- Огнев А.В., Лапников 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 гадюк 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.* К биологии степной гадюки (*Vipera ursini*) в Западном Казахстане // Вопросы герпетологии. – Л., 1981. – С. 93–94.
- Окулова Н.М., Галушин В.М., Кувшинова С.Б.* Пресмыкающиеся Подмосковья // Третья конференция герпетологов Поволжья: Материалы региональной конференции. – Тольятти, 2003. – С. 56–59.
- Олеарий А.* Описание путешествия в Московию и через Московию в Персию и обратно. – СПб.: Издание А.С. Суворина, 1906. – [8]+XXVIII+[40]+582 с.+19 рис. на особых листах.
- Олигер И.М., Сысолетина Л.Г., Воронов Н.П.* Животный мир Чувашии. – Чебоксары: Чувашское кн. изд-во, 1966. – 176 с.
- Орлов Б.Н., Вальцева И.А.* Яды змей (токсические, биохимические и патофизиологические аспекты). – Ташкент: «Медицина», 1977. – 252 с.

- Орлов Б.Н., Гелашвили Д.Б. Зоотоксикология. – М.: Высш. шк., 1985. – 280 с.
- Орлов Б.Н., Гелашвили Д.Б., Ибрагимов А.К. Ядовитые животные и растения СССР. – М.: Высш. шк., 1990. – 272 с.
- Орлов Б.Н., Гелашвили Д.Б., Ушаков В.А. Ядовитые позвоночные животные и их яды: Учебное пособие. – Горький: Горьковский ГУ, 1982. – 92 с.
- Орлов Е.И. Материалы к познанию фауны наземных позвоночных Калмыцкой Области // Материалы к познанию фауны Нижнего Поволжья. – Вып. II. – Саратов: Издание Отдела Применения НИЛОВ, 1928. – С. 1–47.
- Орлов Е.И., Фенюк Б.К. Материалы к познанию фауны наземных позвоночных приморской полосы Калмыцкой области (с предисловием И.И. Траут) // Материалы к познанию фауны Нижнего Поволжья. – Вып. I. – Саратов: Издание Отдела Применения НИЛОВ, 1927. – С. 39–87.
- Орлов Н.Л., Ананьева Н.Б., Рябов С.А., Халиков Р.Г. Распространение и биология ямкоголовых гадюк в Восточной и Юго-Восточной Азии // Вопросы герпетологии. – Пушино; М.: МГУ, 2001. – С. 213–216.
- Орлова В.Ф., Божанский А.Т. Коллекции земноводных и пресмыкающихся Московской области, хранящиеся в Зоологическом музее Московского государственного университета // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. – М.: Наука, 1989. – С. 11–25.
- Орлова В.Ф., Семенов Д.В. Природа России: жизнь животных. Земноводные и пресмыкающиеся. – М.: ООО Фирма «Издательство АСТ», 1999. – 480 с.
- Осипова В.Б. Редкие виды позвоночных животных Ульяновской области и их охрана // Охрана животных в Среднем Поволжье: Межвуз. сб. науч. тр. – Куйбышев, 1988. – С. 14–22.
- Осипова В.Б. Классы земноводных и пресмыкающихся // Абрахина И. Б., Осипова В. Б., Царев Г. Н. Позвоночные животные Ульяновской области. – Ульяновск: Симбирская книга, 1993. – С. 50–63.
- Островских С.В. Влияние зимовки, температуры и освещенности на репродуктивный цикл степной гадюки (*Vipera renardi*, Christ.) // Физиология человека и животных. Экологическая безопасность: Материалы I Междунар. науч. Интернет-конф. Вып. 1. – Ставрополь, 2002. – С. 84–86.
- Островских С.В. Биология степной гадюки (*Vipera renardi*, Christoph, 1861) на Северо-Западном Кавказе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Ставрополь: Ставропольский гос. ун-т, 2003. – 19 с.
- Павлов А.В. Интенсификация прироста обыкновенной гадюки при клеточном содержании // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1995. – С. 44–46.
- 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. Особенности морфологии степной гадюки *Vipera ursini* на северной границе ареала // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 3. – Тольятти, 1999. – С. 76–81.
- Павлов А.В. По результатам изучения гадюк Республики Татарстан // Современная герпетология: Сб. науч. тр. – Вып. 1. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2000. – С. 47–52.
- Павлов А.В. О герпетофауне комплексного заказника «Спасский» // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 5. – Тольятти, 2001. – С. 70–74.
- Павлов А.В. Сезонные явления в жизни степной гадюки (*Vipera ursinii*) в крайней северной точке ее обитания // Змеи Восточной Европы: Материалы международной конференции. – Тольятти, 2003. – С. 62–65.
- Павлов А.В. Гадюка обыкновенная // Красная книга Республики Татарстан. – Казань: Идел-Пресс, 2006а. – С. 145–146.
- Павлов А.В. Гадюка степная, или гадюка Башкирова // Красная книга Республики Татарстан. – Казань: Идел-Пресс, 2006б. – С. 146–147.
- Павлов А.В. Указания по основам зоологической номенклатуры со списками позвоночных животных Республики Татарстан и сопредельных территорий. Учебно-методическое пособие. – Казань: Изд-во Казанского госун-та, 2007. – 51 с.
- Павлов А.В., Аюпов А.С., Гаранин В.И. Влияние аномальных климатических явлений 2010 г. на фауну тетрапод Волжско-Камского заповедника // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2014. – Т. 16, № 5 (1). – С. 334–339.

- Павлов А.В., Бакиев А.Г. Цветовые формы обыкновенной гадюки (*Vipera berus*, Serpentes) в Волжско-Камском крае // Зоол. журн. – 2012. – Т. 91, № 11. – С. 1433–1440.
- Павлов А.В., Бакин О.В. О находках степной гадюки (*Vipera ursinii*) на островах Куйбышевского водохранилища // Вопросы герпетологии. – Пушино; М.: МГУ, 2001. – С. 220–222.
- 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 А.В., Зиненко А.И., Йогер У., Штумпель Н., Петрова И.В., Маленев А.Л., Зайцева О.В., Шуришина 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.
- Павлов А.В., Петрова И.В. О возможном происхождении гадюки Башкирова // Вопросы герпетологии. Материалы IV съезда Герпетологического о-ва им. А.М. Никольского. – СПб.: Русская коллекция, 2011. – С. 213–218.
- Павлов А.В., Петрова И.В., Кармазина И.О. Прямокрылые (Orthoptera) в питании восточной степной гадюки // Вопросы герпетологии. Материалы IV съезда Герпетологического о-ва им. А.М. Никольского. – СПб.: Русская коллекция, 2011б. – С. 208–212.
- Павлов А.В., Петрова И.В., Хайрутдинов И.З. К морфологии и систематике обыкновенной гадюки *Vipera berus* L. заповедника // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 5. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2011в. – С. 278–289.
- Павлов А.В., Свинин А.О., Литвинчук С.Н., Забиякин В.А. Аннотированный список амфибий и рептилий заповедника, отмеченных в период 2009–2012 гг. // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – С. 216–232.
- Павлов П.В. Рыбы, земноводные и пресмыкающиеся // Труды Гос. заповедника «Приволжская лесостепь». – Вып. 1. Биологическое разнообразие и динамика природных процессов в заповеднике «Приволжская лесостепь». – 1999б. – С. 99–101.
- Павлов П.В. Змеи заповедника «Приволжская лесостепь» // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 4. – Тольятти, 2000а. – С. 12–16.
- Павлов П.В. Предварительные данные исследования фауны рептилий в заповеднике «Приволжская лесостепь» // Современная герпетология: Сб. науч. тр. Вып. 1. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2000б. – С. 60–65.
- Павлов П.В. Некоторые данные по степной гадюке (*Vipera ursinii*) в заповеднике «Приволжская лесостепь» // Вопросы герпетологии. – Пушино; М.: МГУ, 2001. – С. 219–220.
- 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. К вопросу о сохранении степной гадюки в Пензенской области // Змеи Восточной Европы: Материалы международной конференции. – Тольятти, 2003. – С. 65–67.
- Павлов П.В. Гадюки Пензенской области // Экологические исследования в Среднем Поволжье. – Казань, 2004. – С. 75–77.
- Павлов П.В., Ермаков О.А. Гадюка степная // Красная книга Пензенской области. – Т. 2. Животные. – Пенза, 2005. – С. 107.
- Павлов П.В., Павлов А.В. Морфология и отдельные штрихи к экологии обыкновенного ужа и обыкновенной гадюки из Приказанья // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 4. – Тольятти, 2000. – С. 16–20.
- Павлов С.И., Магдеев Д.В., Гордиенко М.В. Динамика популяции гадюки Никольского в зависимости от степени трансформации экосистем // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1995. – С. 46–47.
- Паллас П.С. Путешествие по разным провинциям Российской империи. – Часть первая. – СПб., 1773. – [X]+658+117 с.
- Паллас П.С. Путешествие по разным местам Российского государства. – Часть вторая. Книга первая. – СПб., 1786а. – 468 с.
- Паллас П.С. Путешествие по разным местам Российского государства. – Часть вторая. Книга вторая. – СПб., 1786б. – 571 с.

- Паллас П.С.* Путешествие по разным провинциям Российского государства. – Часть третья. Половина первая. – СПб., 1788а. – 634 с.
- Паллас П.С.* Путешествие по разным провинциям Российского государства. – Часть третья. Половина вторая. – СПб., 1788б. – 480 с.
- Паллас П.С.* Путешествие по разным провинциям Российской империи. – Часть первая. – Вторым тиснением. – СПб., 1809. – [X]+658+117 с.
- Параскив К.П.* Пресмыкающиеся Казахстана. – Алма-Ата: Изд-во АН Казахской ССР, 1956. – 228 с.
- Пенго К.* О родовых и видовых признаках гадюки (*Pelias (Vipera Daud.) berus* Merrem), с двумя разностями: 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.
- Перевалов А.А.* Новое в исследовании крови у змей // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1973. – С. 142–144.
- Перешкольник С.Л.* Население амфибий и рептилий Приокско-террасного государственного заповедника // Вопросы герпетологии. – Л.: Ленингр. ун-т, 1964. – С. 52.
- Перешкольник С.Л., Леонтьева О.А.* Многолетние наблюдения за изменением герпетофауны Приокско-террасного государственного заповедника // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. – М.: Наука, 1989. – С. 84–96.
- Першаков А.А.* Лесные позвоночные как хозяйственные факторы // Приложение к журн. «Изв. Казан. ин-та сельского хозяйства и лесоводства». – Казань, 1929. – Вып. 1. – 10 с.
- Песков А.Н.* Гадюки (Serpentes, Viperidae, *Vipera*) Волжского бассейна: фауна, экология, охрана и прикладное значение: Дис. ... канд. биол. наук. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. – 169 с.
- Пестов М.В.* Эколого-фаунистическая характеристика и проблемы охраны амфибий и рептилий Нижегородской области: Дис. ... канд. биол. наук. – Н.Новгород: ННГУ, 2004. – 171 с.
- Пестов М.В.* Земноводные и пресмыкающиеся Астраханской области: Методическое пособие. – Астрахань: Нижневолжский центр экологического образования, 2005. – 67 с.
- Пестов М.В., Бакка С.В., Киселева Н.Ю., Маннапова Е.И., Калинина О.Н.* Земноводные и пресмыкающиеся Нижегородской области: Методическое пособие. – Н.Новгород: ННГУ, Экоцентр «Дронт», 2007. – 66 с.
- Пестов М.В., Лебединский А.А.* Амфибии и рептилии Нижегородской области и Поволжья. Портреты природы. Фотоальбом. – Н.Новгород: Международный Социально-экологический Союз; Экоцентр «Дронт», 2006. – 44 с.
- Пестов М.В., Маннапова Е.И.* Охрана земноводных и пресмыкающихся в Нижегородской области // Вопросы герпетологии. – Пушино; М.: МГУ, 2001. – С. 229–231.
- 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., Катунев 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.
- Пестов М.В., Ушаков В.А., Маннапова Е. И.* Обыкновенная гадюка – *Vipera berus* L. // Красная книга Нижегородской области. – Т. 1. Животные. – Н.Новгород, 2003б. – С. 153–154.
- Петрова И.В., Павлов А.В., Чижикова Н.А., Наумкина Н.А.* Состояние популяций обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) на ООПТ в зависимости от показателей антропогенной нагрузки // Материалы III Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия». – Йошкар-Ола; Пушино, 2008. – С. 570–573.
- Пикулик М.М., Бахарев В.А., Косов С.В.* Пресмыкающиеся Белоруссии. – Минск: Наука и техника, 1988. – 166 с.
- Плесский П.В.* Пресмыкающиеся // Природа Кировской области. – Киров: Кировское кн. изд-во, 1960. – С. 192–193.

- 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.
- Положенцев П.А., Ханисламов М.Г.* К вопросу о фауне амфибий и рептилий Башкирской АССР // Тр. Башкирского сельскохозяйственного ин-та. Т. III. – Уфа: Башгосиздат, 1942. – С. 143–147.
- Польнова Г.В., Польнова О.Е.* Проблемы сохранения герпетофауны Астраханской области // Актуальные проблемы экологии и природопользования: Сб. науч. тр. – М.: Изд-во РУДН, 2000. – С. 65–70.
- Понятский Н.С.* Пресмыкающиеся (Reptilia) // Жизнь животных по А.Э. Брему. – Т. I. Рыбы. Земноводные. Пресмыкающиеся. – М.; Л.: Молодая гвардия, 1931. – С. 443–597.
- Попов В.А.* Пресмыкающиеся // Попов В.А., Лукин А.В. Животный мир Татарии. (Позвоночные). – Казань, 1949. – С. 141–149.
- Попов В.А.* Млекопитающие Волжско-Камского края (насекомоядные, рукокрылые, грызуны). – Казань, 1960. – 468 с.
- Попов В.А.* Редкие и исчезающие виды животных Татарии. – Казань: Татар. кн. изд-во, 1978. – 96 с.
- Попов В.А., Гаранин В.И.* История изучения позвоночных животных Татарской АССР // Попов В.А., Лукин А.В. Животный мир Татарии. – Казань: Татар. кн изд-во, 1988. – С. 8–13.
- Попов В.А., Лукин А.В.* Животный мир Татарии. (Позвоночные). – Казань, 1949. – 218 с.
- 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.
- [Попов Н.С.]* Историко-Географическое описание Пермской губернии, сочиненное для атласа 1800 года. – Пермь, 1801. – 110 с.
- [Попов Н.С.]* Земноводныя // Хозяйственное описание Пермской губернии по гражданскому и естественному ея состоянию в отношении к земледелию, многочисленным рудным заводам, промышленности и домоводству. – Ч. II. – Пермь, 1804. – С. 265–267.
- 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.* Пресмыкающиеся // Природа Удмуртии. – Ижевск: Удмуртия, 1972. – С. 221–222.
- Приезжев Г.П., Попова Н.Ю.* Земноводные и пресмыкающиеся // Животный мир Удмуртии. – Ижевск: Удмуртия, 1983. – С. 53–58.
- Приклонский С.Г., Панченко И.М., Онуфреня М.В.* К герпетофауне Окского заповедника // Проблемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов: Материалы научно-практич. конф., посвященной 70-летию Воронежского биосф. гос. заповедника. – Воронеж, 1997. – С. 103–104.
- Птушенко Е.С.* Некоторые данные по амфибиям и рептилиям Мордовского заповедника // Фауна Мордовского гос. заповедника им. П. Г. Смидовича. – М.: Комитет по заповедникам, 1938. – С. 107–111.
- Пузанов И.И., Кипарисов Г.П., Козлов В.И.* Звери, птицы, гады и рыбы Горьковской области. – Горький, 1942. – 452 с.
- 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.
- Раджувеит А.Р.* Пресмыкающиеся – Reptilia // Природа Пензенской области. – Пенза: Пензенское кн. изд-во, 1955. – С. 411–413.

- Райский А.П.* Животный мир Чкаловской области // Очерки физической географии Чкаловской области. – Чкалов, 1951. – С. 157–202.
- Райский А.П.* О животных Чкаловской области // По родному краю (краеведческие очерки). – Чкалов: Чкаловское кн. изд-во, 1954. – С. 71–89.
- Райский А.* О животных Чкаловской области // По родному краю (Сборник краеведческих очерков). – Изд. 2.– Чкалов: Чкаловское кн. изд-во, 1956. – С. 187–215.
- Ралль Ю.М.* Древняя степь «Бесь-Чохо» в Волжско-Уральских песках // Природа. – 1935. – № 4. – С. 55–60.
- Ратников В.Ю.* Остатки пресмыкающихся из нижнеплейстоценового местонахождения Березовка Нижегородской области // Палеонт. журн. – 1998а. – № 3. – С. 74–76.
- Ратников В.Ю.* Позднеплейстоценовая герпетофауна из местонахождения Большие Тиганы на левобережье Камы // Вестн. Воронеж. ун-та. Сер. геологическая. – 1998б. – № 5. – С. 229–232.
- Ратников В.Ю.* Герпетофауна из местонахождения Красная Лука Нижегородской области // Вестн. Воронеж. ун-та. Сер. геологическая. – 1999. – № 8. – С. 57–60.
- Ратников В.Ю.* Герпетофауна из черныярских песков разреза Черный Яр – Нижнее Займище (Нижнее Поволжье) // Палеонт. журн. – 2001а – № 6. – С. 72–77.
- Ратников В.Ю.* Герпетофауна верхнеплейстоценового местонахождения Еласы в бассейне Волги // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 5. – Тольятти, 2001б. – С. 81–88.
- Ратников В.Ю.* Позднекайнозойские земноводные и чешуйчатые пресмыкающиеся Восточно-Европейской равнины, их стратиграфическое и палеогеографическое значение: Автореф. дис. ... докт. г.-м. наук. – Саратов: СГУ, 2001в. – 47 с.
- Ратников В.Ю.* Позднекайнозойские земноводные и чешуйчатые пресмыкающиеся Восточно-Европейской равнины / Труды научно-исследовательского института геологии Воронежского государственного университета. Вып. 10. – Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 2002. – 138 с.
- Ратников В.Ю.* К истории формирования офидиофауны Волжско-Камского края // Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю. Змеи Волжско-Камского края. – Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН, 2004. – С. 21–27.
- Ратников В.Ю.* Ископаемые остатки современных видов земноводных и чешуйчатых пресмыкающихся как материал для изучения истории их ареалов / Тр. НИИ геологии Воронеж. гос. ун-та. Вып. 59. – Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 2009. – 91 с.
- Редкозубов О.И.* Неогеновые рептилии Молдовы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1991. – 20 с.
- Реуцкий Н.Д.* Пресмыкающиеся // Флора и фауна заповедников. – Вып. 75. Позвоночные животные Астраханского заповедника. – М., 1999. – С. 25–26.
- Рождественский А.Н.* Краткое географическое и историческое описание Костромской губернии. – Кострома: Тип. М.Ф. Риттер, 1913. – С. 12.
- Розенберг Г.С.* Волжский бассейн на пути к устойчивому развитию. – Тольятти: Кассандра, 2009. – 478 с.
- Розенберг Г.С., Краснощекоев Г.П.* Волжский бассейн: экологическая ситуация и пути рационального природопользования. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1996. – 249 с.
- Ромишевский.* Военно-статистическое обозрение Казанской губернии // Военно-статистическое обозрение Российской империи. – Т. V, ч. 1. – СПб.: Типография Департамента Генерального Штаба, 1850. – [4]+IV+136+44+[11] с.
- Русский 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.* Гадюка обыкновенная *Vipera berus* (L.) // Красная книга Республики Мордовия. – Т. 2. Животные. – Саранск: Мордов. кн. изд-во, 2005. – С. 178.
- Ручин А.Б., Рыжов М.К.* Амфибии и рептилии Мордовии: видовое разнообразие, распространение, численность. – Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2006. – 160 с.

- Рыжков Н.О.* Географический очерк Сызранского уезда. – Сызрань: Издание Сызранского УОНО, [1926]. – 108 с.
- Рыжов М.К.* Земноводные и пресмыкающиеся Республики Мордовия: распространение, распределение, трофические связи и состояние охраны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007а. – 19 с.
- Рыжов М.К.* Краткие итоги семилетнего (2000–2006 гг.) изучения амфибий и рептилий Мордовии // Экологический сборник: Труды молодых ученых Поволжья. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007б. – С. 143–146.
- Рыжов М.К., Ручин А.Б., Бакиев А.Г.* Основные итоги и очередные задачи изучения фауны амфибий и рептилий Мордовии // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 8. – Тольятти, 2005. – С. 178–183.
- [Рычков П.И.]* Топография Оренбургская, то есть: обстоятельное описание Оренбургской губернии, сочиненное Коллежским Советником и Императорской Академии Наук Корреспондентом Петром Рычковым. Часть первая. – СПб.: Имп. Акад. наук, 1762. – 331 с.
- Рябов С.А.* К вопросу об экологии рептилий Тульской области // Биологическое разнообразие Тульского края на рубеже веков: Сб. науч. тр. Вып. 4. – Тула: Гриф и К, 2004. – С. 66–68.
- 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.* Каталог зверей, птиц, гадов и рыб Среднего Урала – М.: Издание Имп. Моск. О-ва Испытателей Природы, 1872. – [2]+69 с.
- Сабанеев Л.* Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губ. – М.: Тип. В. Готье, 1874. – 204 с.
- Сатаев Р.М.* Экологическая интерпретация палеофаунистических материалов (на примере голоценовых местонахождений наземных позвоночных Башкирского Южного Урала): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Казань: Казанский ГУ, 2005. – 23 с.
- Сатаев Р.М., Макарова О.В.* Ископаемая герпетофауна из пещеры «Заповедная» // Ископаемая герпетофауна из пещеры «Заповедная» // Ежегодник-1996: Информационные материалы / Ин-т геол. Уф. НЦ РАН. – Уфа, 1998. – С. 14–16.
- Сватко Е.И.* Морфофункциональные показатели клеток гранулоцитарного ряда у представителей амфибий и рептилий // Вопросы герпетологии. – Киев: Наукова думка, 1989. – С. 252.
- 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 Д.В., Леонтьева О.А.* К состоянию герпетофауны Москвы // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. – М.: Наука, 1989. – С. 60–70.
- 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.
- Симонян Г.А., Хисамутдинов Ф.Ф.* Ветеринарная гематология. – М.: Колос, 1995. – 256 с.
- Скрипченко Е.В.* Морфо-функциональные особенности стромы костного мозга у представителей позвоночных в связи с адаптацией к условиям обитания // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали V Міжнародної наукової конференції. – Дніпропетровськ: Ліра, 2009. – С. 26–29.
- Смирновский Б.Н.* Ядовитые змеи Казахстана. – Алма-Ата: Казсельхозмаш, 1963. – 64 с.
- Снигиревская Е.М.* Куйбышевский государственный заповедник // Природа Куйбышевской области. – Куйбышев: Куйб. обл. гос. изд-во, 1951. – С. 363–384.
- 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.
- Соколина Ф.М., Павлов А.В., Юсупов Р.Х.* Гематология пресмыкающихся. Методическое пособие к курсу герпетология, большому практикуму и спецсеминарам. – Казань, КГУ, 1997. – 31 с.
- Соколов А.С.* К вопросу о перемещении обыкновенной гадюки // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 124–125.
- Соколов А.С.* К методике выращивания и росту обыкновенной гадюки в неволе // Первое всесоюзное совещание по проблемам зоокультуры: Тез. докл. Часть II. – М., 1986. – С. 152–154.

- Соколов А.С. Линька половозрелых самцов обыкновенной гадюки в условиях Тамбовской области // Вопросы герпетологии. – Киев: Наукова думка, 1989. – С. 240–241.
- 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.
- Старобогатов Я.И. Систематика и палеонтология // Систематика, экология и практическое значение *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). – М.: Наука, 1994. – С. 18–46.
- Старков В.Г. Значение верховых болот и карстующихся известняков для популяций змей Подмосковья // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. - Тольятти, 1995. – С. 51–54.
- 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.
- Строков В.В., Дмитриев Ю.Д. Леса и их обитатели. – М.: Лесн. пром-сть, 1966. – 325 с.
- Сухов В.П. Позднеплиоценовые мелкие млекопитающие Аккулаевского местонахождения в Башкирии. – М.: Наука, 1970. – 94 с.
- Сухов В.П. О находке остатков среднеплейстоценовых мелких позвоночных у дер. Красный Бор на р. Каме // Вопросы стратиграфии и корреляции плиоценовых и плейстоценовых отложений северной и южной частей Предуралья. Вып. 1. – Уфа: Изд-во БФАН СССР, 1972а. – С. 133–136.
- Сухов В.П. Позвоночные – Vertebrata (мелкие) // Фауна и флора Аккулаева (опорный разрез среднего ачкагыла-среднего апшерона Башкирии). – Уфа, 1972б. – С. 119–139.
- Сухов В.П. Позднеплейстоценовые и голоценовые мелкие позвоночные из пещер западного склона Южного Урала // К истории позднего плейстоцена и голоцена Южного Урала и Предуралья. – Уфа, 1978. – С. 64–85.
- Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Хрустов А.В. Распространение и современное состояние популяций гадюк (Serpentes, Viperidae) фауны юго-запада России // Проблемы сохранения и восстановления степных экосистем: Материалы межрегион. науч. чтений, посвящ. 10-летию госзаповедника «Оренбургский». – Оренбург, 1999. – С. 131–132.
- Табачишин В.Г., Табачишина И.Е., Завьялов Е.В. Современное распространение и некоторые аспекты экологии гадюки Никольского на севере Нижнего Поволжья // Поволжский экол. журн. – 2003. – № 1. – С. 82–86.
- Табачишин В.Г., Табачишина И.Е., Кайбелева Э.И. Гадюка Никольского – *Vipera (Pelias) 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. Эколого-морфологический анализ фауны рептилий севера Нижнего Поволжья: Дис. ... канд. биол. наук. – Саратов: Саратовский ГУ, 2004. – 182 с.
- Табачишина И.Е., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. Морфо-экологическая характеристика нижеволжских популяций степной гадюки (*Vipera ursinii*) // Поволжский экол. журн. – 2002. – № 1. – С. 76–81.
- Табачишина И.Е., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. Динамика роста степной гадюки (*Vipera renardi*) и гадюки Никольского (*V. nikolskii*) на севере Нижнего Поволжья // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. – 2003а. – Вип. 11, т. 1. – С. 218–222.
- Табачишина И.Е., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. Динамика роста степной гадюки *Vipera ursinii* на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология: Сб. науч. тр. – Т. 2. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2003б. – С. 154–157.

Табачишина И.Е., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. Сравнительный анализ динамики роста степной гадюки (*Vipera ursinii*) и гадюки Никольского (*V. nikolskii*) нижеволжских популяций // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конф. – Тольятти, 2003в. – С. 82–85.

Табачишина И.Е., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. Эколого-фаунистическая характеристика пресмыкающихся севера Нижнего Поволжья // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 7. – Тольятти, 2004. – С. 129–132.

Терентьев П.В. К познанию пресмыкающихся и земноводных Чувашской АССР // Тр. О-ва Естествоисп. при Казанском ун-те. – Т. LI, вып. 6. – 1935. – С. 39–59.

Терентьев П.В. Материалы к истории отечественной герпетологии // Труды ин-та истории естествозн. и техники. – Т. 16, вып. 3. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1957. – С. 97–122.

Терентьев П.В. Герпетология. – М.: Высш. шк., 1961. – 336 с.

Терентьев П.В., Чернов С.А. Краткий определитель земноводных и пресмыкающихся СССР. – М.–Л.: Учпедгиз, 1936. – 96 с.

Терентьев П.В., Чернов С.А. Краткий определитель пресмыкающихся и земноводных СССР. – Л.: Гос. уч.-пед. изд-во Наркомпроса РСФСР, 1940. – 184 с.

Терентьев П.В., Чернов С.А. Определитель земноводных и пресмыкающихся. – М.: Сов. наука, 1949. – 340 с.

Тертышников М.Ф. Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья. – Ставрополь: Ставропольсервисшкола, 2002. – 240 с.

Тертышников М.Ф., Гаранин В.И. Антропогенное воздействие на амфибий и рептилий и задачи их охраны // Фауна Ставрополя. – Вып. 3. – Ставрополь: Ставропольский ГПИ, 1984. – С. 34–38.

Тертышников М.Ф., Высотин А.Г. Пресмыкающиеся Ставропольского края. Сообщение II. (Змеи) // Проблемы региональной фауны и экологии животных: Сб. науч. тр. – Ставрополь, 1987. – С. 91–137.

Тертышников М.Ф., Лиховид А.А., Горовая В.И., Харченко Л.Н. Позвоночные животные Ставрополя: История формирования, современное состояние фауны и населения. – Ставрополь: Ставропольсервисшкола, 2002. – С. 48–49.

Тесаков А.С. Некоторые замечания по коллекции мелких млекопитающих Домашкинских Вершин (сборы Л.П. Александровой, 1973 г.) // Опорный разрез плиоцена и плейстоцена Домашкинские Вершины. – Уфа, 2000. – С. 70–71.

Тесаков А.С., Габлина С.С., Симакова А.Н., Ратников В.Ю. Местонахождение фауны и флоры позднего голоцена у с. Лучинское в Истринском районе Московской области // Бюллетень региональной межведомственной стратиграфической комиссии по Центру и Югу Русской платформы. – М., 1993. – Вып. 2. – С. 174–178.

Ткаченко А.А. Дополнение к списку позвоночных Башкирского заповедника // Сб. тр. Башкирского государственного заповедника. Вып. 3. – М.: Лесная промышленность, 1971. – С. 125–131.

Туниев Б.С., Орлов Н.Л., Ананьева Н.Б., Агасян А.Л. Змеи Кавказа: таксономическое разнообразие, распространение, охрана. – СПб.; М.: Т-во научных изданий КМК, 2009. – 223 с. + 80 с. цв. вкл.

Туров И.С. Наземные позвоночные речных пойм Волжского бассейна // Учен. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В.П. Потемкина. – Т. 84. Каф. зоологии. Вып. 7. – М., 1958. – С. 9–71.

Уголев А.М. Теория адекватного питания и трофология. – Л.: Наука, 1991. – 272 с.

Уголев А.М., Цветкова В.А. Индуцированный аутолиз как важный механизм начальных стадий пищеварения в естественных условиях // Физиол. журн. СССР им. И. М. Сеченова. – 1984. – Т. 70, № 11. – С. 1542–1550.

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. Амфибии и рептилии в населенных пунктах // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1973. – С. 185–187.

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.

- [Фальк И.П.] Записки путешествия академика Фалька / Полное описание путешествий по России, издаваемое императорской Академией наук. – Т. 6. – СПб., 1824. – 546 с.
- Фомина М.И. Экология степной гадюки в Чу-Илийском междуречье и змеепитомнике: Автореф. дис. ... канд.биол.наук. – Ташкент, 1966. – 21 с.
- Фомина М.И. Степная гадюка // Содержание ядовитых змей Средней Азии в неволе. – Ташкент, 1972. – С. 40–64.
- Фурман А.А., Хайрутдинов И.З., Гаранин В.И. О содержании степной гадюки Башкирова *Vipera (Peliias) renardi bashkirovi* в неволе // Вопросы герпетологии. Материалы IV съезда Герпетологического о-ва им. А.М. Никольского. – СПб.: Русская коллекция, 2011. – С. 283–287.
- Фурман А.А., Хайрутдинов И.З., Гаранин В.И. Морфологическая характеристика новорожденных степной гадюки Башкирова *Vipera (Peliias) renardi bashkirovi* Garanin et al., 2004 Государственного природного комплексного заказника «Спасский» // Вестн. Тамбов. ун-та. – 2013. – Т. 18, вып.6. – С. 3101–3103.
- Хабибуллин В.Ф. Пресмыкающиеся Республики Башкортостан: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Уфа, 1999. – 18 с.
- Хабибуллин В.Ф. Фауна пресмыкающихся Республики Башкортостан. – Уфа: Изд-ие Башкирск. ун-та, 2001. – 128 с.
- Хабибуллин В.Ф. Земноводные и пресмыкающиеся Республики Башкортостан: Учебное пособие. – Уфа: РИО БашГУ, 2003. – 80 с.
- Хабибуллин В.Ф. К офидиофауне Республики Башкортостан // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 7. – Тольятти, 2004а. – С. 155–156.
- Хабибуллин В.Ф. Степная гадюка // Красная книга Республики Башкортостан. – Т. 3. Животные. – Уфа: Башкортостан, 2004б. – С. 70.
- Хайрутдинов И.З., Гаранин В.И. Пресмыкающиеся Казани: история и современность // Вестник Татарского отделения Российской Экологической Академии. – 2006. – № 2 (28). – С. 35–39.
- Хайрутдинов И.З., Замалетдинов Р.И. Пресмыкающиеся в условиях большого города (на примере Казани) // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 8. – Тольятти, 2005. – С. 191–197.
- Хайрутдинов И.З., Павлов А.В., Соколова Ф.М. Сравнительная морфология крови двух видов рептилий // Вопросы герпетологии. – СПб., 2008. – С. 415–422.
- Хамидов Д.Х., Турдыев А.А., Акилов А.Т. Онтофилогенез клеток крови позвоночных // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1973. – С. 189–190.
- Хамидов Д.Х., Турдыев А.А., Акилов А.Т. Кровь и кроветворение у позвоночных животных. – Ташкент: Фан, 1978. – 224 с.
- Хамидов Д.Х., Турдыев А.А., Акилов А.Т., Нишанбаев К.Н. Кровь и кроветворение позвоночных животных при лучевых поражениях. – Ташкент: Фан, 1986. – 175 с.
- Хамидов Д.Х., Турдыев А.А., Нишанбаев К.Н. Электронно-микроскопический атлас элементов гемопоэза позвоночных животных. – Ташкент: Фан, 1979. – 168 с.
- Харитонов Н.П. Состояние и проблемы охраны земноводных и пресмыкающихся Московской области // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. – М.: Наука, 1989. – С. 96–99.
- Херувимов В.Д., Соколов А.С., Соколова Л.А. К определению пола и возраста обыкновенной гадюки // Вестн. зоологии. – 1977. – № 6. – С. 39–44.
- Хилков Т.Н. Экспериментальная экология обыкновенной гадюки *Vipera berus* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Петрозаводск: Петрозаводский гос. ун-т, 1998. – 25 с.
- Хилков Т.Н., Коросов А.В. Факторы суточной активности обыкновенной гадюки // Проблемы экологии и токсикологии. – Петрозаводск: Изд-во Петрозавод. гос. ун-та, 1997. – С. 118–126.
- Хлебников В.А. Позвоночные враги промысловых птиц и зверей Астраханского края // Астрахань и Астраханский край. Сб. 1. – Астрахань: Изд-во «Коммунист», 1924. – С. 39–82.
- Хозяйственное описание Астраханской и Кавказской Губерний. – Санктпетербург: Императорская Типография, 1809. – С. 150.
- Цеб Я.Я. Животный мир Орловской области: Стенограмма публичной лекции. – Орел, 1951. – 68 с.
- Цемш І.О. До систематики та географічного поширення амфібій та рептилій на Україні // Студенські наукові праці. № 4. – Київський Державний Університет ім. Т.Г. Шевченка, 1939. – С. 103–117.

- Чазов Б.А. Краткий физико-географический очерк Пермской области // На западном Урале. – Пермь, 1956. – С. 135–158.
- Чан Кьен. Систематика и экология обыкновенной гадюки *Vipera berus* (Linné, 1758): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л.: ЛГУ, 1967. – 14 с.
- Чащин С.П., Соловьева Н.С. Пресмыкающиеся, земноводные и рыбы Пермской области // Календарь-справочник Пермской области. 1970 г. – Пермь, 1969. – С. 176–180.
- Чегодаев А.Е. Змеи как они есть / Новое в жизни, науке, технике. – Сер. «Биология»; № 9. – М.: Знание, 1990. – 63 с.
- Черлин В.А. Термобиология рептилий. Общая концепция. – СПб.: Русско-балтийский информационный центр «Блиц», 2012. – 362 с.
- Чернобай В.Ф. Фаунистический обзор наземных позвоночных природного парка «Волго-Ахтубинская пойма» // Поволжский экологический вестник. Вып. 11. – Волгоград, 2005. – С. 262–275.
- Чернов С.А. Пресмыкающиеся – Reptilia и земноводные – Amphibia // Животный мир СССР. – Т. 1. – М.; Л., 1936. – С. 326–345.
- Чернов С.А. Пресмыкающиеся – Reptilia // Животный мир СССР. – Т. 3. Зона степей. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – С. 140–152.
- Чернов С.А. Пресмыкающиеся – Reptilia // Животный мир СССР. – Т. 4. Лесная зона. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953б. – С. 204–219.
- Чернов С.А. Эколого-фаунистический обзор пресмыкающихся юга междуречья Волга–Урал // Труды Зоол. ин-та АН СССР. – Т. XVI. – 1954. – С. 137–158.
- Четанов Н.А. Статистический анализ влияния некоторых абиотических факторов на температуру тела пресмыкающихся Пермского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2010. – 19 с.
- Чистяков А.А., Макарова Н.В., Макаров В.И. Четвертичная геология. Учебник. – М.: ГЕОС, 2000. – 303 с.
- Чхиквадзе В.М., Сухов В.П. Земноводные и пресмыкающиеся из четвертичных отложений Красного Бора (р. Кама) // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1977. – С. 227–228.
- Шапошников В.М. Животные Куйбышевской области, нуждающиеся в особой охране // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. – Вып. 3. – Куйбышев, 1978. – С. 120–131.
- Шарыгин С.А. Микроэлементы в организме некоторых амфибий и рептилий и их динамика под воздействием антропогенных факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Свердловск: ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, 1980. – 24 с.
- Шварц С.С., Павлинин В.Н., Данилов Н.Н. Животный мир Урала (наземные позвоночные). – Свердловск, 1951. – 161 с.
- Шестаков А.В. Фауна Ярославской губернии // Природа Ярославского края. – Вып. 3. / Тр. Яросл. Ест.-Ист. и Краеведческого О-ва. – Ярославль, 1926. – Т. V, вып. III. – С. 3–52.
- 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.
- Ширяева И.В. Восточная степная гадюка *Vipera renardi* в Волжском бассейне: морфология, распространение, термобиология, питание, свойства яда: Дис. ... канд. биол. наук. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2011. – 151 с.
- Шляхтин Г.В. Класс Рептилии Reptilia // Красная книга Саратовской области. – Саратов: Регион. Приволжское изд-во «Детская книга», 1996. – С. 211–214.
- Шляхтин Г.В., Голикова В.Л. Методика полевых исследований экологии амфибий и рептилий. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1986. – 78 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.
- 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. Восточная степная гадюка – *Vipera (Pelias) renardi* (Christoph, 1861) // Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. – Саратов: Изд-во Торгово-промышленной палаты Саратов. обл., 2006. – С. 371–372.

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.

Шошева Н.В. Биотопическое размещение и численность амфибий и рептилий Башкирского заповедника // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1985. – С. 237–238.

Штраух А. О ядовитых змеях, водящихся в России // Труды Первого съезда русских естествоиспытателей в С.-Петербурге. – СПб.: Типография Имп. АН, 1868. – С. 271–297.

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.

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: Волжский университет им. В.Н. Татищева, 2009. – С. 161–164.

Щербак Н.Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. – Киев: Наукова думка, 1966. – 240 с.

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.

Эверсманн Э. Естественная история Оренбургского края. – Ч. 1. – Оренбург: Тип. Штаба Отдельного Оренбургского Корпуса, 1840. – 99 с.

Юго-восток Европейской России (Самарская, Саратовская, Симбирская, Пензенская, Воронежская и Тамбовская губернии). Общая характеристика областного района в естественно-историческом и статистико-экономическом отношениях. Извлечение из Материалов для Саратовского Областного Агрономического Совещания / Сост. под ред. В.В. Морачевского. – СПб., 1911. – 127 с.

Юшков Р.А. География и экология амфибий и рептилий Камского Приуралья (Пермской области): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М.: МГУ, 1997. – 25 с.

Юшков Р.А., Воронов Г.А. Амфибии и рептилии Пермской области: Предварительный кадастр. – Пермь: Изд-во Пермского ун-та, 1994. – 158 с.

Юшков Р.А., Литвинов Н.А. Класс Пресмыкающиеся, или Рептилии // Животные Прикамья. Книга II. Позвоночные: Учебное пособие. – Пермь: Книжный мир, 2001. – С. 56–67.

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

Яковлев А.Г. Мелкие млекопитающие плейстоцена и голоцена Башкирского Предуралья и западного склона Южного Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 1996. – 17 с.

Яковлев А.Г., Данукалова Г.А., Алимбекова Л.И. и др. Биостратиграфическая характеристика отложений позднего неоплейстоцена-голоцена в районе памятника природы «Водопад Атыш» (Южный Урал) // Фауны Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Сб. науч. тр. – Челябинск: Изд-во «Рифей», 2005. – С. 260–304.

Яковлев А.Г., Едренкина Л.А., Яковлева Т.И. Новое местонахождение степной гадюки на территории Южного Предуралья // Уралэкология, природные ресурсы – 2005: Материалы Всерос. науч.-практ. конф. – Уфа; Москва, 2005. – С. 217–218.

Яковлев А.Г., Яковлева Т.И., Бакиев А.Г., Горелов Р.А. Пресмыкающиеся и млекопитающие из голоценовых местонахождений на Самарской Луке. Сообщение 1. Пещера Вованова // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2013а. – Т. 15, № 3. – С. 164–168.

Яковлев А.Г., Яковлева Т.И., Бакиев А.Г., Горелов Р.А. Пресмыкающиеся и млекопитающие из голоценовых местонахождений на Самарской Луке. Сообщение 2. Пещера Стрельненская // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2013б. – Т. 15, № 3 (1). – С. 472–475.

Яковлев А.Г., Яковлева Т.И., Сатаев Р.М., Хабибуллин В.Ф., Байтерьяков Р.Г. Новые данные о распространении земноводных и пресмыкающихся на территории Башкортостана // Башкирский край: Сб. статей. Вып. 7. – Уфа: НМ РБ, 1997. – С. 132–142.

Яковлева И.Д. Пресмыкающиеся Киргизии. – Фрунзе: Илим, 1964. – 272 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.

Яковлева Т.И. Голоценовые земноводные и пресмыкающиеся среднего течения р. Лемезы (Южный Урал) // Итоги биологических исследований. 2001 г. Вып. 7: Сб. науч. тр. – Уфа: РИО БашГУ, 2003. – С. 61–64.

Яковлева Т.И. Ретроспективная характеристика голоценовых сообществ земноводных и пресмыкающихся западного макросклона Южного Урала: Дис. ... канд. биол. наук. – Уфа: БашГПУ, 2009. – 199 с.

Яковлева Т.И., Бакиев А.Г. Изменение фауны и границ ареалов змей Волжского бассейна в позднем кайнозое // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы (V Любищевские чтения). – Тольятти: Кассандра, 2010. – С. 221–231.

Ярофке Д., Ланде Ю. Рептилии. Болезни и лечение. – М.: Аквариум, 1999. – 324 с.

Ястребов В.С. Село Морга Дубенско-Поводимовской волости Ардатовского уезда Ульяновской области // Краеведческий сборник. Вып. III / Об-во изучения Ульяновского края. – Ульяновск, 1928. – С. 71–70.

Agrimi U., Luiselli L. Feeding strategies of the viper *Vipera ursinii ursinii* (Reptilia: Viperidae) in the Apennines // Herp. J. – 1992. – №2. – P. 37–42.

Arikan H., Göçmen B., Atatür M. K., Kumlutaş y., Çiçek K. Morphology of peripheral blood cells from various Turkish snakes // North-Western Journal of Zoology, – 2009. – V. 5, No. 1. – P. 61–73.

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.

Andrew W. Comparative Hematology. – New York; London, 1965. – 188 p.

Arnold E.N. Reptiles and Amphibians of Europe (Princeton Field Guides). – Princeton Univ. Press, 2003. – 388 p.

Atlas of amphibians and reptiles in Europe. – Paris: Societas Europaea Herpetologica and Museum National d'Histoire Naturelle, 1997. – 496 p.

Bakiev A.G., Böhme W., Joger U. *Vipera (Pelias) [berus] nikolskii* Vedmederya, Grubant und Rudaeva, 1986 – Waldsteppenotter // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/III: Schlangen (Serpentes) III. Viperidae. – Wiebelsheim: AULA-Verlag, 2005. – S. 293–309.

Becker A. Einige naturhistorische Mittheilungen von Jahre 1854 // Bull. de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. – T. XXVIII, № II. – 1855. – P. 460–481.

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.

Böhme W., Joger U., Hermann H.W. On the systematic status of *Vipera nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986 (Serpentes: Viperidae) // Societas Eur. Herp. the 6th O. G. M.: Abstr. – Budapest, 1991. – P. 19.

Bounous D.I., Dotson T.K., Brooks R.L. Jr, Ramsay E.C. Cytochemical Staining and Ultrastructural Characteristics of Peripheral Blood Leucocytes from the Yellow Rat Snake (*Elaphe obsoleta quadrivittata*) // Comp. Haematol. Int., 6. – 1996. – P. 86–91.

Boulenger G.A. Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History). Volume I., containing the families Typhlopidae, Glauconiidae, Boidae, Ilysiidae, Uropeltidae, Xenopeltidae, and Colubridae. – London: Printed by the order of the Trustees, 1893. – XI+448 p.+XXVIII plates+17 p.

Boulenger G.A. Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History). Volume II., containing the conclusion of the Colubridae Aglyphae. – London: Printed by the order of the Trustees, 1894. – XIII+382 p.+XX plates +18 p.

Boulenger G.A. Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History). Volume III., containing the Colubridae (Ophisthoglyphae and Proteroglyphae), Amblycephalidae, and Viperidae. – London: Printed by the order of the Trustees, 1896. – [XIV]+727 p.+XXV plates+19 p.

- Calderon L., Lomonte B., Gutierrez J.M., Tarkowski A., Hanson L. Biological and biochemical activities of *Vipera berus* (European viper) venom // *Toxicon*. – 1993. – V. 31. – P. 743–753.
- Canfield P.J. Comparative cell morphology in the peripheral blood film from exotic and native animals // *Aust. Vet. J.* – December 1998. – V 76, N. 800 (12). – P. 793–800.
- 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.
- Caxton-Martins A.E. Cytochemistry of blood cells in peripheral smears of some West African reptiles // *J. Anat.*, 1977. V. 124 (2). – P. 393–400.
- Chippaux J.P., Boche J., Courtois B. Electrophoretic patterns of the venoms from a litter of *Bitis gabonica* snakes // *Toxicon*. – 1982. – V. 27. – P. 521–523.
- Chippaux J.P., Williams V., White J. Snake venom variability: methods of study, results and interpretation // *Toxicon*. – 1991. – V. 29. – P. 1279–1303.
- Christoph H. PELIAS RENARDI mihi // *Bull. de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. – T. XXXIV, № IV. – 1861. – P. 599–606.
- Cooper E.L., Klempau A.E., Zapata A.G. Reptilian Immunity // *Biol. Reptilia*, V. 14. – New York, 1985. – P. 601–636.
- Danukalova G., Yakovlev A., Alimbekova L., Yakovleva T., Morozova E., Ereemeev A., Kosintsev P. Biostratigraphy of the Upper Pleistocene (Upper Neopleistocene) – Holocene deposits of the Lemeza River valley of the Southern Urals region (Russia) // *Quaternary International*. – 2008. – V. 190. – P. 38–57.
- Du X.Y., Clemetson K.J. Snake L-amino acid oxidases // *Toxicon*. – 2002. – V. 40. – P. 659–665.
- 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 Caesaraea Mosquensis Universitatis. Apud Luby, Hary et Popow. – 1802. – 222 p.
- [Eichwald E.] Zoologia specialis quam expositis animalibus tum vivis, tum fossilibus potissimum Rossiae in universum, et Poloniae in specie, in usum lectionum publicarum n universitate caesarea vilnensi habendarum edidit D. EDUARDUS EICHWALD, P. P. O. – Pars posterior [V. III]. – Vilnae, 1831. – 404 p.
- Eichwald E. Fauna Caspio-Caucasica, nonnullis observationibus novis illustravit // *Nouv. Mémoires, Soc. Imp. d. Nat. d. Moscou*. – 1841. – T. VII. – 292 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.
- Ferchaud A.-L., Ursenbacher S., Cheylan M. et al. Phylogeography of the *Vipera ursinii* complex (Viperidae): mitochondrial markers reveal an east-west disjunction in the Palaearctic region // *Journal of Biogeography*. – 2012. – V. 39, № 10. – P. 1836–1847.
- Frommhold E. Die Kreuzotter. – Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag, 1964. – 76 S.
- Georgi J.G. Bemerkungen einer Reise im Rußischen Reich in den Jahren 1773. und 1774. – Zweyter Band. – St. Petersburg: Gedruckt bey der Kayserl. Academie der Wissenschaften, 1775. – 920 S.
- Georgi J.G. Geographisch-phisikalische und Naturhistorische Beschreibung des Russischen Reichs. – Th. 3, Bd. 7. – Königsberg, 1801. – S. [2]+1681–2222.
- Georgi J.G. [Geographisch-phisikalische und Naturhistorische Beschreibung des Russischen Reichs]. Th. 4. Nachträge für dessen Geographisch-phisikalische und Naturhistorische Beschreibung des Russischen Reichs. Königsberg, 1802. S. 327–328.
- Glenn J., Straight R.C. The midget faded rattlesnake (*Crotalus viridis concolor*) venom: lethal toxicity and individual variability // *Toxicon*. – 1977. – V. 15. – P. 129–133.
- Glenn J., Straight R. Mojave rattlesnake *Crotalus scutulatus scutulatus* venom: variation in toxicity with geographical origin // *Toxicon*. – 1978. – V. 16. – P. 81–84.
- Glenn J., Straight R., Wolfe M., Hardy D. Geographical variation in *Crotalus scutulatus scutulatus* (Mojave rattlesnake) venom properties // *Toxicon*. 1983. – V. 21. – P. 119–130.
- 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.
- Holman J.A. Pleistocene Amphibians and Reptiles in Britian and Europe. – New York; Oxford: Oxford University Press, 1998. – 254 p.
- Ivanov M. The first European pit viper from the Miocene of Ukraine // Acta palaeontol. Polon. – 1999. – V. 44, № 3. – P. 327–334.
- Ivanov M. The oldest known Miocene snake fauna from Central Europe: Merkur-North locality, Czech Republic // Acta Palaeontologica Polonica. – 2002. – V. 47, № 3. – P. 513–534.
- Ivanov M., Rage J-C., Szyndlar Z., Venczel M. Histoire et origine géographique des faunes de serpents en Europe // Bull. Soc. Herp. Fr. – 2000. – № 96. – P. 15–24.
- Iwanaga S., Suzuki T. Enzymes in Snake Venom // Snake venoms, Ch. IV. – Pergamon Press. – 1977. – 61–158.
- Jayanthi G.P., Veerabasappa Gowda T. Geographical variation in India in the composition and lethal potency of Russell's Viper (*Vipera russelli*) venom // Toxicon. 1988. – V. 26. – P. 257-264.
- Joger U., Dely O.G. *Vipera (Pelias) renardi* – Steppenotter // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/IIB: Schlangen (Serpentes) III. Viperidae. – Wiebelsheim: AULA-Verlag, 2005. – S. 343–354.
- Joger U., Hermann H.-W., Nilson G. Molecular phylogeny and systematics of the Viperidae, II: A revision of the *Vipera ursinii* complex // Proceeding of the 6th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. – Budapest, 1992. – P. 239–244.
- 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.
- Johnson E.K., Kardong K.V., Ownby C.L. Observations on white and yellow venoms from an individual southern Pacific rattlesnake (*Crotalus viridis helleri*) // Toxicon. – 1987. – V. 25. – P. 1169–1180.
- 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.
- Kalyabina-Hauf S., Schweiger S., Joger U. et al. Phylogeny and systematics of adders (*Vipera berus*-complex) // Verbreitung, Ökology und Schutz der Kreuzotter (*Vipera berus* [Linnaeus, 1758]) // Mertensiella. – 2004. – N. 15. – S. 7–16.
- 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.
- Krecsák L., Wahlgren R. A survey of the Linnaean type material of *Coluber berus*, *Coluber cherssea* and *Coluber prester* (Serpentes, Viperidae) // Journal of Natural History. – 2008. – V. 42, N. 35–36. – P. 2343–2377.
- Kukushkin O., Iskenderov T., Ahmedov S., Bunyatova S., Zinenko O. Additions to the distribution of *Vipera erivanensis* (Serpentes: Viperidae) in Transcaucasia, with comments on the identity of vipers in northeastern Azerbaijan // Herpetol. Notes. – 2012, V. 5, 423–427 (published online on 10 September 2012).
- Laemmli U.K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4 // Nature. – 1970. – V. 227. – P. 680–685.
- Latifi M. Variation in yield and lethality of venom from Iranian snakes // Toxicon. – 1984. – V. 22, N 3. – P. 373–380.
- Laurenti J.N. Josephi Nicolai Laurenti austriaci viennensis specimen, exhibens synopsis reptilium emendatam cum experimentis circa venena et antidota reptilium austriacorum. – Viennae: Typ. Joan. Thom. Nob. De TRATTNER, gaes. reg. aulae typogr. et biliop, 1768. – 215 p.

- Laemmler U.K.* Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4 // *Nature*. 1970. – V. 227. – P. 680–685.
- Lillywhite H.B., Smits A.W.* Lability of blood volume and its relation to activity and hypertension // *J. exp. Boil.* – 1984. – V. 110. – P.267-274.
- Lindholm W.A.* Beiträge zur Biologie einiger Reptilien des Europäischen Russlands // *Der Zoologische Garten*. – Bd. XLIII, № 1/2. – Frankfurt a. M., 1902. – S. 20–26, 41–56.
- 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.
- Linnaeus C.* Fauna Svecica sistens animalia Svecicae Regni: Mammalia, Aves, Amphibia, Pisces, Insecta, Vermes... – Stockholmiae: L. Salvi, 1761. – 532 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.* *Vipera berus berus* // *Bull. Soc. Herpetol. Fr.* – 1990. – № 54. – P. 80.
- Luiselli L.* The mating strategy of the European adder, *Vipera berus* // *Acta Oecologia*. – 1995. – Vol. 16, № 3. – P. 375–388.
- Mader D.R.* Normal Hematology of Reptiles // *Schalm's veterinary hematology: veterinary hematology* // Philadelphia, Blackwell Publishing. – 2000. – P. 1126–1132.
- Madsen T.* Determinants of mating success in male adders, *Vipera berus* // *Second World Congr. of Herpetol.* – Adelaide, 1993. – P. 160.
- Madsen T., Shine R.* Cost of reproduction influence of sexual size dimorphism in snakes // *Evolution (USA)*. – 1994. – V. 48, № 14. – P. 1389–1397.
- Madsen T., Stille B.* The effect of size dependent mortality on colour morphs in male adders, *Vipera berus* // *Oikos*. – 1988. – V. 52, № 1. – P. 73–78.
- Malmström R., Höggren M., Tegelström H.* A method for detecting multiple paternity in free-ranging Adder (*Vipera berus*), from DNA fingerprints // *Mem. Soc. fauna et flora fenn.* – 1995. – Vol. 71, № 3–4. – P. 151.
- Martin J.M.R.* Hematologia de reptiles // *Zoo. Rev.Parque Zool.-Barcelona*. – 1978. – N 32. – P. 21–23.
- Mackessy S.P., Sixberry N.M., Heyborn W.H., Fritts T.* Venom of the Brown Rattlesnake, *Boiga irregularis*: Ontogenetic shifts and taxa-specific toxicity // *Toxicon*. 2006. V. 47. P. 537-548.
- 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.
- Merrem B.* Tentamen systematis amphibiorum. – Marburg: J.S. Krieger, 1820. – 191 p.
- Mertens R., Müller L.* Liste der Amphibian und Reptilien Europas // *Abh. Senckenberg. Naturforsch. Gesellsch. Frankfurt am Main*. – 1928. – Bd. 41, Heft 1. – S. 1–62.
- Mertens R., Wermuth H.* Die Amphibien und Reptilien Europas (Dritte Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1960). – Frankfurt a. M.: Verlag Waldemar Kramer, 1960. – 264 S.
- 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.
- Montali R.J.* Comparative pathology of inflammation in the higher vertebrates (Reptiles, Birds and Mammals) // *J. Comp. Pathol.* – 1988 – V. 99. – P. 1–26.
- Murata Y., Satake M., Suzuki T.* Studies on snake venom. XII. Distribution of proteinase activities among Japanese and Formosan snake venoms // *J. Biochem.* – 1963. – V. 53, № 6. – P. 431–437.
- Muthukkaruppan Vr., Borisenko M., R., Ridi.* RES structure and function of reptilian // *Reticuloendothelial. syst. compr. treat.* Vol. 13. – New York; London, 1982. – P.461–508.
- Naulleau G.* Action de la température sur la digestion de cinq espèces de Vipères européennes du genre *Vipera* // *Bulletin de la Société Zoologique Française*. – 1983. – V. 108, № 1. – P. 47–58.
- Naulleau G.* Effects of temperature on «gestation» in *Vipera aspis* and *V. berus* (Reptilia: Serpentes) // *Stid. Herpetol. Proc. Eur. Herpetol. Meet (3rd Ordinary Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol.)*. – Prague, 1986. – P. 489–494.

- 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., Andrén C.* *Vipera nikolskii* Vedmederya, Grubant & Rudaeva, 1986 // Atlas of amphibians and reptiles in Europe. – Paris: Societas Europaea Herpetologica and Museum National d'Histoire Naturelle, 1997a. – P. 396–397.
- Nilson G., Andrén C.* *Vipera ursinii* // Atlas of amphibians and reptiles in Europe. – Paris: Societas Europaea Herpetologica and Museum National d'Histoire Naturelle, 1997b. – P. 400–401.
- Nilson G., Andrén C.* The meadow and steppe vipers of Europe and Asia – the *Vipera* (Acridophaga) *ursinii* complex // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. – 2001. – Volume 47, Number 2–3. – P. 87–267.
- Nilson G., Andrén C., Völkl W.* *Vipera (Pelias) berus* – Kreuzotter // *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 3/IIB: Schlangen (Serpentes) III. Viperidae. – Wiebelsheim: AULA-Verlag, 2005. – S. 213–292.
- Nilson G., Tuniyev B., Andrén C., Orlov N., Joger U., Herrmann H.-W.* Taxonomic Position of the *Vipera xanthina* Complex // *Kaupia*. Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte. Heft 8. – Darmstadt, 1999. – P. 99–102.
- Nilson G., Tuniyev B.S., Orlov N.L., Höggren M., Andrén C.* Systematics of the vipers of Caucasus: Polimorphism or sibling species? // *Asiatic Herpetological Research*. – 1995. – Vol. 6. – P. 1–26.
- [*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.*] P.S. Pallas D. A. D. Professors der Natur-Geschichte und ordentlichen Mitgliedes der Russisch-Kayserlichen Academie d. W. der freyen oeconomischen Gesellschaft in St. Petersburg, wie auch der Römisch-Kayserlichen Academie der Naturforscher und Königl. Engl. Societät; Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. Teil 2. – St. Peterburg: Kayserliche Academie der Wissenschaften, 1773. – 760 S.
- [*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. Dritter Teil. – St. Peterburg: Kayserliche Academie der Wissenschaften, 1776. – 760 S.
- Pallas P.S.* Bemerkungen auf einer Reise in die südlichen Statthalterschaften des Russischen Reichs in den Jahren 1793 und 1794. – Bd. 1. – Leipzig: G. Martini, 1799. – 516 S.
- [*Pallas P.S.*] *Zoographia Rosso-Asiatica, sistens omnium animalium in extenso Imperio Rossico et adjacentibus maribus observatorum recensionem, domicilia, mores et descriptiones, anatomien 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.
- 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 Conference. – University of Pisa, Italy, 2010. – P.50–51.
- Pomianowska-Pilipiuk I.* Energy balance and food requirements of adult vipers *Vipera berus* L. // *Ekol. pol.* – 1974. – 22. – P. 195–211.
- Rage J.-C.* Encyclopedia of Paleoherpetology. Part 11. Serpentes. – Stuttgart; New York: Gustav Fischer Verlag, 1984. – 80 p.
- 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.
- Ramazanov A.S., Zavada L.L., Starkov V.G. et al.* Heterodimeric neurotoxic phospholipases A₂—The first proteins from venom of recently established species *Viperanikolskii*: Implication of venom composition in viper systematics // *Toxicon*. – 2008. – V. 51. – P. 524–537.
- Saint-Girons H.* Observations preliminaires sur la thermoregulation des Viperes d'Europe // *Vie et Milieu*. – 1975. – V. 25, Fasc. 1, ser. C. – P. 137–168.
- Saint Girons H.* Les differents types de cycles sexuels des males chez les Viperes europeennes // *C.R. Acad. Sci. Paris*. – (D) 282. – Paris, 1976. – P. 1017–1019.

Saint Girons H., Naulleau G., Celerier M.-L. Le métabolisme aérobie de *Vipera berus* (Reptilia: Viperidae) acclimates a des comparaisons des deux espèces // *Amphibia-Reptilia*. – 1985. – 6, № 1. – P. 71–81.

Samel, M., Vija H., Ronnholm G., Siigur J., Kalkkinen N., Siigur E. Isolation and characterization of an apoptotic and platelet aggregation inhibiting L-amino oxidase from *Vipera berus berus* (common viper) venom // *Biochem. Biophys. Acta*. 2006. – V. 1764. – P. 707–714.

Schwarz E. Untersuchungen über die Systematik und Verbreitung der europäischen und mediterranen Ottern // *Behringwerk-Mitteilungen*. – 1936. – Heft 7. – S. 159–262.

Schiemenz H. Zur Ökologie und Bionomie der Kreuzotter (*Vipera b. berus* (L.)). Teil 1: Abulte Männchen und Weibchen // *Zoologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden*. – 1978. – Bd. 35, № 12. – S. 203–218.

Schiemenz H. Die Kreuzotter: *Vipera berus*. – Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag, 1985. – 108 S.

Shlyakhtin G.V., Tabachishina I.E., Tabachishin V.G., Zavalov 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.

Siigur E., Siigur J., Nommeots M., Ilomets T. Fractionation and enzymatic activities of common viper (*Vipera berus berus*) venom // *Toxicon*. – 1979. – V. 17. – P. 623–630.

Starkov V.G., Osipov A.V., Utkin Y.N. Toxicity of venoms from vipers of *Pelias* group to crickets *Gryllus assimilis* and its relation to snake entomophagy // *Toxicon*. – 2007. – V. 49. – P. 995–1001.

Strauch A.A. Synopsis der Viperiden, nebst Bemerkungen über die geographische Verbreitung dieser Giftschlangen-Familie / *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg*. – VII^e série – T. XIV, № 6. – 1869. – [2]+144 S.

Strauch A.A. Die Schlangen des Russischen Reichs, in systematischer und zoogeographischer Beziehung geschildert / *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg*. – VII^e série. – T. XXI, № 4. – 1873. – [2]+288+[12] S.

Suc J.-P., Fauquette S., Bessedik M. et al. Neogene vegetation changes in West European and West circum-Mediterranean areas // *Evolution of Neogene Terrestrial Ecosystems in Europe*. – Cambridge University Press, 1999. – P. 378–388.

Szyndlar Z. Fossil snakes from Poland // *Acta zool. Cracov.* – 1984. – V. 28, № 1. – P. 1–156.

Szyndlar Z. Two new extinct species of the genera *Malpolon* and *Vipera* (Reptilia, Serpentes) from the Pliocene of Layna (Spain) // *Acta zool. Cracov.* – 1988. – V. 31. – P. 687–706.

Szyndlar Z. A review of Neogene and Quaternary snakes of Central and Eastern Europe. Part II: Natricinae, Elapidae, Viperidae // *Estudios geol.* – 1991. – V. 47. – P. 237–266.

Szyndlar Z. Snake fauna from the Late Miocene of Rudabanya // *Palaeontographia Italica*. – 2005. – V. 90. – P. 31–52.

Szyndlar Z., Rage J.-C. Oldest Fossil Vipers (Serpentes: Viperidae) from the Old World // *Kaupia Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte*. – 1999. – № 8. – P. 9–20.

Szyndlar Z., Rage J.-C. Fossil record of the true Vipers // *Biology of the Vipers*. – 2002. – P. 419–444.

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.

Tan N.-H., Fung Sh.-Y. Snake venom. L-Amino Acid Oxidases // *Handbook of venoms and toxins of reptiles*. – CRC Press, 2010. – P. 221–235.

Trutnau L., Böhme W., Joger U. *Vipera (Vipera) aspis* (Linnaeus, 1758) – Aspispiper // *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/IIB: Schlangen (Serpentes) III. Viperidae*. – Wiebelsheim: AULA-Verlag, 2005. – S. 151–185.

Tuniyev B., Nilson G., Andrén C. A new Species of Viper (Reptilia, Viperidae) from the Altay and Saur Mountains, Kazakhstan // *Russian Journal of Herpetology*. – 2010. – Vol. 17, No. 2. – P. 110–120.

Ursenbacher S., Carlsson M., Helfer V., Tegelstrom H., Fumagalli L. Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (*Vipera berus*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data // *Molecular Ecology*. – 2006. – V. 15. – P. 3425–3437.

Velichko A.A. Climatic changes correlation between high and low latitudes during the Late Pleistocene and the Holocene // *Paleoclimates and Glaciations of the Pleistocene*. Moscow: Nauka, 1989. – P. 5–19.

- Velichko A., Spasskaya I.* Climatic change and the development of landscapes // The Physical geography of northern Eurasia. – Oxford: Oxford University Press, 2002. – P. 36–69.
- 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.
- Williams V., White J.* Variation in venom constituents within a single isolated population of Peninsula tiger snake (*Notechis ater niger*) // *Toxicon*. 1987. V. 25. – P. 336–242.
- Williams V., White J., Schwaner T., Sparrow A.* Variation in venom proteins from isolated populations of tiger snakes (*Notechis ater niger*, *N. scutatus*) in South Australia. *Toxicon*. – 1988. – V. 26. – P. 1067–1075.
- Zerrenner C.* Erkunde des Gouvernements Perm, als Beitrag zur Nähern Kenntniss Russlands von Dr. Carl Zerrenner. – Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1851. – 437 S.
- 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 Arbeitsgesameinschaft Amphibien- und Reptilienschutz in Hessen e. V. (AGAR)*. – Darmstadt, 2002. – S. 24.
- Zinenko O.* New data about hybridization between *Vipera nikolskii* Vedmederja, Grubant & Rudaeva, 1986 and *Vipera berus berus* (Linnaeus, 1758) and their contact zones in Ukraine // *Verbreitung, Ökology und Schutz der Kreuzotter (Vipera berus [Linnaeus, 1758]) / Mertensiella*. – 2004. – N. 15. – S. 17–28.
- Zinenko O., Stumpel N., Mazanaeva L. et al.* Mitochondrial phylogeny shows multiple independent ecological transitions and northern dispersion despite of Pleistocene glaciations in meadow and steppe vipers (*Vipera ursinii* and *Vipera renardi*) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2015. – V. 84. – P. 85–100.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ (Бакиев А.Г.).....	3
Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ГАДЮК ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА (Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Доронин И.В.).....	8
Глава 2. К ИСТОРИИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ ГАДЮК ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА (Ратников В.Ю., Зиненко А.И., Бакиев А.Г., Яковлева Т.И.).....	43
Глава 3. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ, СИСТЕМАТИКА, РАСПРОСТРАНЕНИЕ, СТАЦИИ И ОБИЛИЕ, СЕЗОННАЯ И СУТОЧНАЯ АКТИВНОСТЬ, РАЗМНОЖЕНИЕ, ЛИНЬКА, ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ, ПИТАНИЕ (Бакиев А.Г., Павлов А.В., Зиненко А.И., Старков В.Г., Маленёв А.Л., Зайцева О.В., Ширяева И.В., Горелов Р.А., Макарова Т.А., Клёнина А.А.).....	55
3.1. ОБЫКНОВЕННАЯ ГАДЮКА.....	55
3.2. ВОСТОЧНАЯ СТЕПНАЯ ГАДЮКА, ИЛИ ГАДЮКА РЕНАРА, ИЛИ РЕНАРОВА ГАДЮКА.....	103
Глава 4. СИСТЕМА КРОВИ (Павлов А.В., Юсупов Р.Х.).....	137
Глава 5. ТОКСИНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЯДОВИТОГО СЕКРЕТА ГАДЮК (Маленёв А.Л., Горелов Р.А., Макарова Т.А., Бакиев А.Г., Гелашвили Д.Б., Клёнина А.А.).	
5.1. ВИДОВЫЕ, РАЗМЕРНЫЕ, ПОЛОВЫЕ И СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЯДООТДАЧИ ГАДЮК.....	156
5.2. ЛД ₅₀ ЯДОВ ГАДЮК ДЛЯ РАЗНЫХ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ЖИВОТНЫХ.....	163
5.3. ФЕРМЕНТАТИВНЫЕ АКТИВНОСТИ В ЯДОВИТОМ СЕКРЕТЕ ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ.....	176
5.4. ПЕПТИДНЫЙ СОСТАВ ЯДА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ.....	182
5.5. НАПРАВЛЕННОСТЬ ИЗМЕНЕНИЙ СВОЙСТВ ЯДА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ В ВОЛЖСКОМ БАССЕЙНЕ.....	186
5.6. ФЕРМЕНТАТИВНЫЕ АКТИВНОСТИ В ЯДЕ ВОСТОЧНОЙ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ.....	188
.....5.7. ПЕПТИДНЫЙ СОСТАВ ЯДА ВОСТОЧНОЙ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ.....	192
ЛИТЕРАТУРА.....	195