



КЛЁНИНА АНАСТАСИЯ АЛЕКСАНДРОВНА

**УЖОВЫЕ ЗМЕИ (COLUBRIDAE) ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА:
МОРФОЛОГИЯ, ПИТАНИЕ, РАЗМНОЖЕНИЕ**

Специальность 03.02.08 – экология (биология) (биологические науки)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук в лаборатории герпетологии и токсинологии

Научный руководитель: **Андрей Геннадьевич Бакиев**, кандидат биологических наук, доцент, ФГБУН Институт экологии Волжского бассейна РАН, ст. науч. сотр. лаборатории герпетологии и токсинологии (г. Тольятти)

Официальные оппоненты: **Георгий Аркадьевич Лада**, доктор биологических наук, доцент, ФГБОУ ВПО «Тамбовский государственный университет им. Г.Р. Державина, зав. кафедрой природопользования и землеустройства (г. Тамбов)

Александр Борисович Ручин, доктор биологических наук, доцент, ФГБУ «Мордовский государственный природный заповедник», директор (Республика Мордовия, Темниковский р-н, пос. Пушта)

Ведущая организация: ФГБОУ ВПО «Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского» (г. Саратов)

Защита диссертации состоится 19 января 2016 г. в 14:00 на заседании диссертационного совета Д 002.251.02 при Институте экологии Волжского бассейна РАН по адресу: 445003, г. Тольятти Самарской области, ул. Комзина, 10.

Тел: (8482) 48-99-77, факс: 48-95-04, e-mail: ievbras2005@mail.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Института экологии Волжского бассейна РАН по адресу <http://www.ievbras.ru>

Автореферат разослан «___» _____ 2015 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



А.Л. Маленёв

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследований. Волжский бассейн достоверно населяют ужовые змеи (семейство Colubridae), относящиеся к семи видам: обыкновенный уж *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758); водяной уж *N. tessellata* (Laurenti, 1768); обыкновенная медянка *Coronella austriaca* Laurenti, 1768; узорчатый полоз *Elaphe dione* (Pallas, 1773); палласов полоз *E. sauromates* (Pallas, 1814); каспийский полоз *Hierophis caspius* (Gmelin, 1789); ящеричная змея *Malpolon monspessulanus* (Hermann, 1804).

Ужовые змеи, будучи включенными в многообразные пищевые связи, играют важную роль в природе, увеличивая региональное биоразнообразие и повышая устойчивость экосистем. Актуальность работы обусловлена не только недостаточной изученностью биологии и экологии ужовых змей. Изучение особенностей их морфологии, размножения и питания имеет фундаментальное значение для понимания динамики популяционных процессов у этих животных, их роли в экосистемах и сохранения регионального биоразнообразия.

Ужовые змеи, населяющие Волжский бассейн, включены в Приложение к Красной книге Российской Федерации, многие региональные Красные книги, Красную книгу Казахстана. Численность отдельных видов повсеместно низка (например, обыкновенной медянки), другие известны на изучаемой территории из локальных регионов (ящеричная змея, палласов полоз). Через Волжский бассейн проходят границы распространения всех названных видов семейства Colubridae. Ещё одним аспектом актуальности проведённых исследований является снижение численности ужовых в результате возрастающего антропогенного воздействия и разрушения естественных местообитаний.

Цель и задачи исследования. Цель работы – анализ морфологии, питания и размножения ужовых змей Волжского бассейна. Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

- 1) выявить половозрастные различия признаков внешней морфологии у разных видов ужовых змей;
- 2) дополнить и обобщить сведения о составе питания ужовых змей в регионах Волжского бассейна;
- 3) охарактеризовать особенности размножения разных видов ужовых змей;
- 4) изучить связь размеров и массы самки с параметрами ее потомства.

Научная новизна. Предложена методика определения пола у молодых экземпляров ужовых. Установлен закономерный характер возрастных изменений пропорций тела, который у разных видов семейства Colubridae является сходным. Впервые собран и проанализирован репрезентативный оригинальный материал по морфологии и репродуктивной биологии двух малоизученных в условиях Волжского бассейна видов змей – обыкновенной медянки и узорчатого полоза. Расширены списки потребителей ужовых змей и их добычи. В питании водяного ужа локально отмечено преобладание чужеродных видов рыб (бычков). Выявлены корреляционные связи массы самки с количеством потомства и объемом отложенных яиц, а также объема отложенных яиц с длиной и массой новорожденных. Впервые обнаружена зависимость формы яиц от их количества в кладке.

Теоретическая и практическая значимость работы. Положения, выносимые на защиту, и выводы расширяют сложившееся представление о биологии и экологии змей семейства Colubridae. Выявленные закономерности возрастного изменения пропорций тела у ужовых Волжского бассейна носят, по-видимому, универсальный характер и характерны для других групп рептилий. Впервые доказанная связь между формой яиц и их количеством в кладках, вероятно, также является универсальной для всех яйцекладущих змей. В диссертации приводится оригинальный, репрезентативный первичный материал, характеризующий ужовых змей в Волжском бассейне и пригодный для использования другими герпетологами с целью дальнейшего сравнительного анализа, поиска географических различий. Материалы диссертационного исследования используются в лекционных курсах и семинарских занятиях Волжского университета им. В.Н. Татищева (г. Тольятти) и Томского государственного университета (г. Томск).

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Для дифференциации молодых змей по полу подходят неперекрывающиеся диапазоны меристических признаков внешней морфологии взрослых особей (у обыкновенной медянки и узорчатого полоза – количество брюшных щитков, у обыкновенного и водяного ужей – количество подхвостовых щитков).

2. Изменения пропорций тела (отношения длины туловища с головой к длине хвоста – индекса *L.corp./L.cd.*) у разных видов семейства Colubridae в ходе роста носят сходный, закономерный характер. Сначала индекс увеличивается, затем происходит его уменьшение, обусловленное формированием половых органов при достижении половой зрелости. После чего индекс снова увеличивается, что свидетельствует о том, что у половозрелых особей темпы роста туловища с головой превалируют над темпами роста хвоста.

3. В питании водяного ужа на Волге локально преобладают чужеродные виды рыб (бычки).

4. У самок каждого из исследованных видов ужовых змей Волжского бассейна при увеличении их длины и массы возрастает количество потомства. Форма яиц в кладках зависит от их количества – чем яиц больше, тем более округлыми они становятся, что связано с ограниченным пространством полости тела самки и деформацией яиц при их большом скоплении.

Личный вклад соискателя. Оригинальный материал автор собирал лично и в составе совместных экспедиций в течение шести лет (2009–2014 гг.) в г. Самара и десяти административных районах пяти областей Волжского бассейна. Кроме экспедиционных исследований, автор лично провел серию лабораторных экспериментов по изучению репродуктивной биологии ужовых змей. Полученные результаты обработаны соискателем с применением методов современной статистики. Основные положения, текст и выводы диссертации, написаны автором по плану, согласованному с научным руководителем. Доля автора в совместных публикациях пропорциональна числу соавторов.

Апробация работы. Результаты диссертационных исследований докладывались и обсуждались на конференциях: Чтения памяти проф. В.А. Попова (Казань, 2009, 2014), VIII городская научная студенческая конференция «Молодёжь. Наука. Общество» (Тольятти, 2010), Пятый съезд Герпетологического общества им. А.М.

Никольского (Минск, 2012), Всероссийская научная конференция «Актуальные проблемы особо охраняемых территорий» (Жигулевск, 2013), Российская научная конференция «Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 5» (Тольятти, 2013), Международная научная конференция «Эктотермные позвоночные Восточной Европы и сопредельных территорий: эволюционные, экологические и природоохранные аспекты» (Тамбов, 2013), IV и V Молодежная научная конференция «Актуальные проблемы экологии Волжского бассейна» (Тольятти, 2013, 2015).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 22 работы, в том числе 7 статей в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК, и одна монография.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов и списка использованной литературы. Работа изложена на 158 страницах текста, содержит 41 таблицу и 85 рисунков. Список литературы включает 179 источников, в том числе 41 на иностранных языках.

Благодарности. Автор благодарит научного руководителя А.Г. Бакиева за всестороннюю помощь в работе, выражает признательность Т.Н. Атяшевой, В.П. Вехнику, В.В. Горбачу, Д.А. Гордееву, Р.А. Горелову, Е.В. Еплановой, Е.В. Кириленко, Н.Ю. Кирилловой, А.А. Кириллову, А.В. Клёнину, А.В. Коросову, О.В. Кукушкину, А.Л. Маленеву, И.В. Пантелееву, Е.Г. Поклонцевой, А.С. Поклонцеву, С.К. Прилипко, А.С. Соколову, С.Н. Сорокину, Е.В. Шемонаеву, И.В. Ширяевой за предоставленную информацию и помощь в сборе материала.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Приведена информация о видовом составе ужовых змей, населяющих Волжский бассейн. Обоснована актуальность выбранной темы. Определены цели и задачи исследования.

Глава 1. К истории изучения морфологии, питания и размножения ужовых змей Волжского бассейна

Представлен обзор первых публикаций, содержащих оригинальные сведения о морфологии, питании и размножении ужовых змей Волжского бассейна.

Глава 2. Материалы и методы

Данные о морфологии, питании и размножении ужовых змей Волжского бассейна собирали в период с апреля по октябрь 2009–2014 гг. Отлов змей проводили в г. Самара и десяти административных районах пяти областей – Астраханской, Волгоградской, Самарской, Саратовской и Ульяновской (рис. 1).

У пойманных особей учитывали следующие морфологические признаки: *L.corp.* – длина туловища с головой (тела без хвоста) у выпрямленной змеи (от кончика морды до переднего края клоакального отверстия); *L.cd.* – длина хвоста (от переднего края клоакального отверстия до кончика хвоста); *L.corp./L.cd.* – отношение длины тела без хвоста к длине хвоста; *Ventr.* – количество брюшных щитков от пер-

вого вытянутого поперек щитка на горле до анального щитка, не считая последнего; *Scd.* – количество пар подхвостовых щитков, не считая анального.

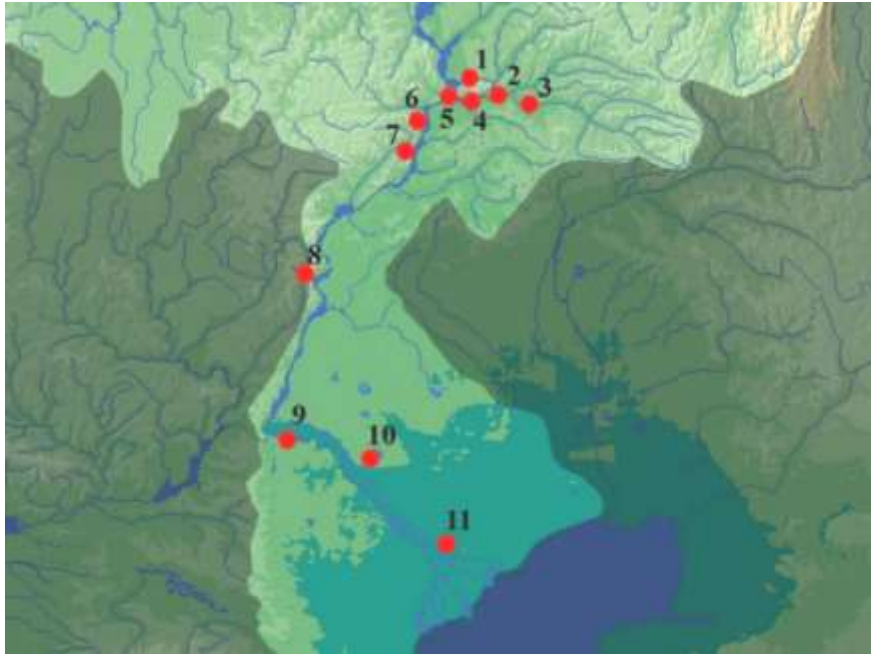


Рис. 1. Места проведения полевых сборов: 1 – Самарская обл., Ставропольский р-н; 2 – Самарская обл., г. Самара; 3 – Самарская обл., Кинельский р-н; 4 – Самарская обл., Волжский р-н; 5 – Самарская обл., Сызранский р-н; 6 – Ульяновская обл., Радищевский р-н; 7 – Саратовская обл., Хвалынский р-н; 8 – Волгоградская обл., Камышинский р-н; 9 – Волгоградская обл., Светлоярский р-н; 10 – Астраханская обл., Ахтубинский р-н; 11 – Астраханская обл., Красноярский р-н

Для изучения питания использовали только бескровные методы. В случае поимки змеи с наполненным желудком применяли метод провоцированного отрыгивания с помощью пальпации (Куранова, Колбинцев, 1983). При обнаружении змеи, заглатывающей добычу, прибегали к фотофиксации и считали, что пойманное животное уже является содержимым ее желудка. Часть сведений получена в результате определения остатков пищи в экскрементах ужовых змей, отловленных в природе.

Беременных самок изымали из природы и содержали в террариумных условиях до появления потомства. Кладки помещали в закрытые пластиковые контейнеры и ставили в темные ящики, оборудованные датчиками, записывающими температуру. Яйца инкубировали по разработанной методике, исключающей возможность их грибкового поражения (Епланова, Клёнина, 2013).

Длину (l) и диаметр (d) каждого яйца измеряли в день откладки электронным штангенциркулем, а жировые яйца при этом не учитывали. Объем змеиных яиц находили по формуле, используемой для нахождения объема вытянутого сфероида: $V = \pi/6 * d^2 * h$, где d – диаметр яйца, h – длина яйца.

Новорождённых змей измеряли и взвешивали в день выхода из яиц. После необходимых измерений все змеи были выпущены в места поимки, а полученная в неволе молодь – в места отлова их матерей.

Объем основного оригинального материала, использованного в диссертации, представлен в табл. 1.

Таблица 1

Количество проанализированных экземпляров змей

Таксоны ужовых змей	Количество, экз.			
	для морфологического анализа	для установления состава питания (с наполненными желудками)	для изучения репродуктивной биологии	
			беременные самки	полученное потомство
Обыкновенный уж	236	20	9	126
Водяной уж	423	41	14	202
Обыкновенная медянка	209	10	22	179
Узорчатый полоз	242	9	30	304
Каспийский полоз	–	4	–	–
Всего	1110	84	75	811

Полученные данные обрабатывали в среде MS Excel и StatGraphics (Коросов, Горбач, 2010). Для расчета коэффициента корреляции брали не средние значения размеров яиц и детенышей, а размеры каждого в отдельности.

Глава 3. Морфологическая характеристика

Особенности окраски. Согласно собственным находкам и доступным источникам информации, из семи видов ужовых змей, населяющих Волжский бассейн, альбинизм в данном регионе известен для двух видов (обыкновенный уж и узорчатый полоз), меланизм – для трех (обыкновенный и водяной ужи, обыкновенная медянка).

Определение пола у молодых особей. Выявление половой принадлежности у молодых живых змей представляет сложную задачу, поскольку внешне ювенильные самцы и самки плохо различимы, а зондирование для них травмоопасно. Поэтому пол молодых особей устанавливали по диапазонам неперекрывающихся меристических признаков внешней морфологии, известных для взрослых змей – числу брюшных и подхвостовых щитков. На примере четырех видов – обыкновенного и водяного ужей, обыкновенной медянки и узорчатого полоза показано, что подходящим морфологическим признаком для первых двух видов является количество подхвостовых щитков *Scd.*, а для двух других – количество брюшных щитков *Ventr.*

Качество определения пола проверяли с помощью дискриминантного анализа. Для сравнения были взяты четыре группы особей – новорожденные самцы, взрослые самцы, новорожденные самки, взрослые самки. В качестве диагностических признаков использовали основные метрические параметры (длина туловища с голо-

вой и длина хвоста) и меристические признаки (количество брюшных щитков, количество подхвостовых щитков).

Вычисленные дискриминантные функции позволили четко дифференцировать взрослых и молодых самцов и самок по вышеперечисленным признакам внешней морфологии ($p < 0,05$). У обыкновенного ужа незначимым признаком оказалось количество брюшных щитков *Ventr.*, у обыкновенной медянки – количество подхвостовых щитков *Scd.* На рис. 2 представлены результаты ординации особей в канонических осях. Доля объясненной дисперсии признаков составила: для обыкновенного ужа более 96%, для водяного ужа – 97%, для обыкновенной медянки – 94%, для узорчатого полоза – 96%. Доля правильно классифицированных молодых особей обыкновенного ужа составила 100,00%, водяного ужа – 99,26%, обыкновенной медянки – 98,47%, узорчатого полоза – 97,84%.

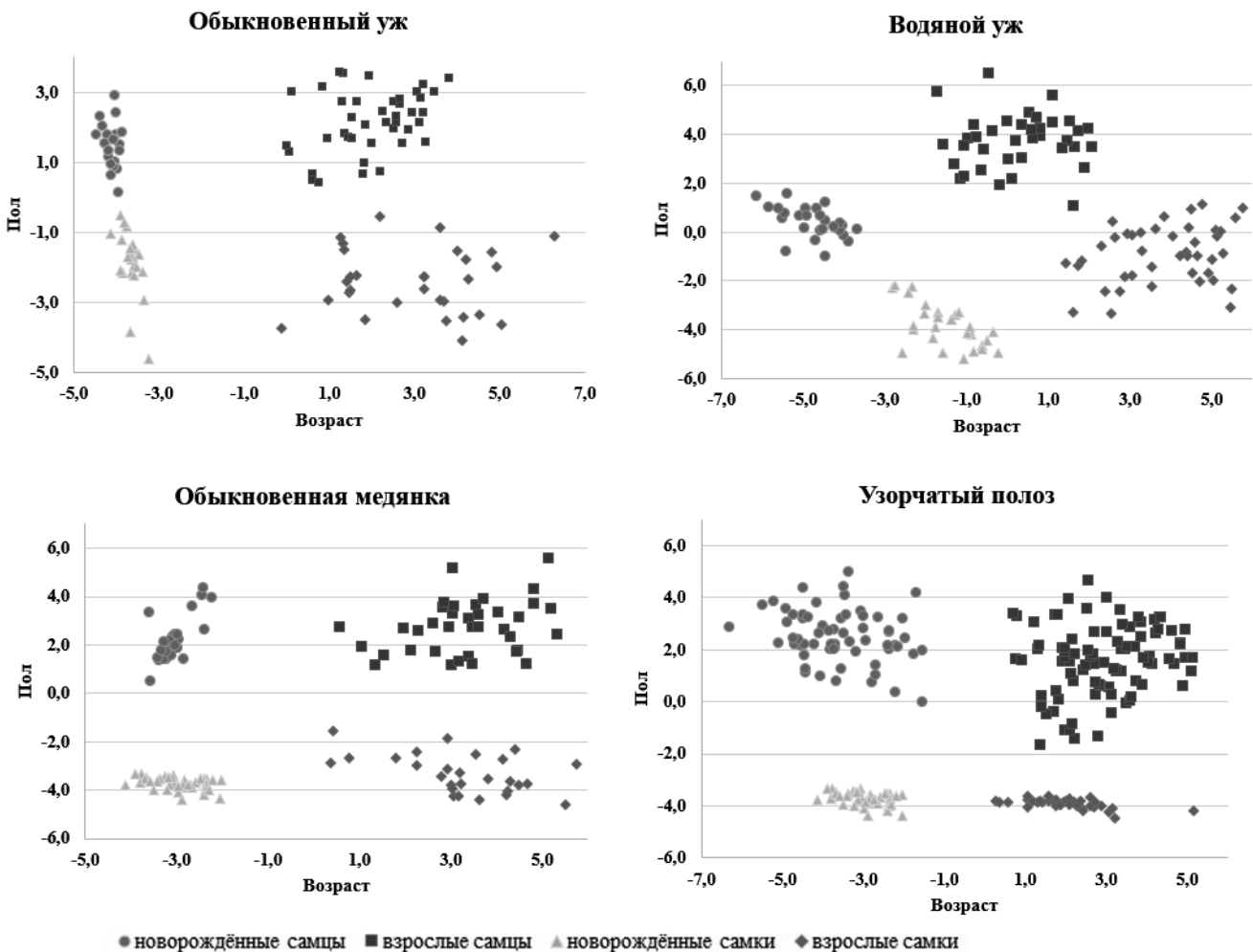


Рис. 2. Дифференциация половозрастных групп уховых змей по внешним морфологическим признакам

Возрастные изменения пропорций тела. Изменения пропорций тела (отношения длины туловища с головой к длине хвоста – индекса $L.corp./L.cd.$) изучали, разделив всех уховых змей, отловленных в Самарской области, на три возрастные группы – новорождённые, молодые и взрослые. Распределение молодых и взрослых

особей на подгруппы осуществляли следующим образом: к максимальной длине новорождённых самцов и самок каждого вида прибавляли одинаковый прирост, равный 200 мм (табл. 2–5). Из таблиц видно, что изменения пропорций тела у четырех видов семейства Colubridae носят сходный, закономерный характер, независимо от пола. Это демонстрируют как изменения среднего значения, так и изменения значений медианы. Проиллюстрируем отмеченную тенденцию на примере изменения значений средней арифметической у обыкновенного ужа (рис. 3). В первые годы жизни у змей растёт преимущественно туловище с головой, то есть относительная длина хвоста уменьшается, а индекс увеличивается. Далее в период полового созревания хвост удлиняется и относительная длина туловища с головой уменьшается, индекс при этом снижается. При дальнейшем росте относительная длина хвоста только снижается, а индекс повышается. Очевидно, что однократное снижение значений индекса $L.corp./L.cd.$, т.е. относительное увеличение длины хвоста в период полового созревания, связано с развитием половых органов.

Таблица 2

Средние значения индекса $L.corp./L.cd.$ у самцов и самок обыкновенного ужа

Пол	Возрастная группа	$L.corp.$, мм	n	$L.corp./L.cd.$	
				$M \pm m$	$Me \pm s_{Me}$
Самцы	новорождённые	до 185	38	$3,75 \pm 0,030$	$3,76 \pm 0,037$
	молодые	185–385	22	$3,95 \pm 0,064$	$3,95 \pm 0,080$
	взрослые	385–585	90	$3,69 \pm 0,024$	$3,65 \pm 0,030$
		585–785	16	$3,85 \pm 0,044$	$3,85 \pm 0,055$
Самки	новорождённые	до 185	24	$4,23 \pm 0,027$	$4,23 \pm 0,034$
	молодые	185–385	10	$4,47 \pm 0,048$	$4,46 \pm 0,060$
	взрослые	385–585	14	$4,30 \pm 0,052$	$4,29 \pm 0,066$
		585–785	22	$4,41 \pm 0,041$	$4,40 \pm 0,051$

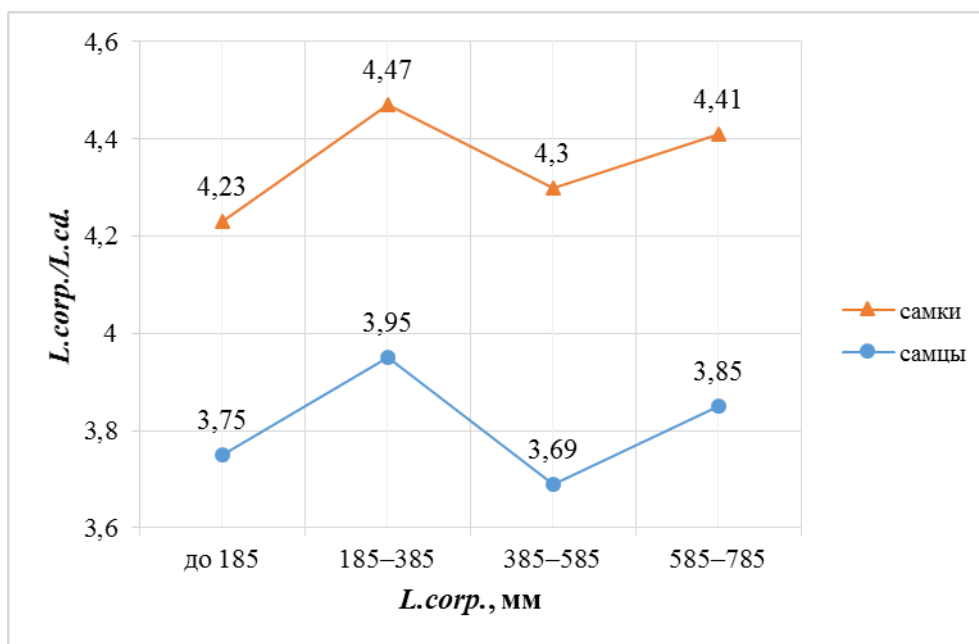


Рис. 3. Изменения индекса $L.corp./L.cd.$ у самцов и самок обыкновенного ужа

Таблица 3

Средние значения индекса $L.corp./L.cd.$ у самцов и самок водяного ужа

Пол	Возрастная группа	$L.corp.$, мм	n	$L.corp./L.cd.$	
				$M\pm m$	$Me\pm sMe$
Самцы	новорождённые	до 200	67	3,91±0,016	3,90±0,021
	молодые	200–400	64	4,07±0,030	4,07±0,038
	взрослые	400–600	66	3,99±0,029	3,96±0,036
		600–800	44	4,09±0,025	4,07±0,031
Самки	новорождённые	до 200	47	4,39±0,034	4,38±0,042
	молодые	200–400	42	4,74±0,057	4,71±0,072
	взрослые	400–600	31	4,66±0,049	4,70±0,062
		600–800	48	4,67±0,033	4,75±0,042
		800–1000	14	4,96±0,053	5,05±0,067

Таблица 4

Средние значения индекса $L.corp./L.cd.$ у самцов и самок обыкновенной медянки

Пол	Возрастная группа	$L.corp.$, мм	n	$L.corp./L.cd.$	
				$M\pm m$	$Me\pm sMe$
Самцы	новорождённые	до 160	57	4,44±0,030	4,39±0,037
	молодые	160–360	17	4,51±0,047	4,57±0,058
	взрослые	360–560	37	3,91±0,040	3,92±0,050
Самки	новорождённые	до 165	50	5,32±0,035	5,26±0,043
	молодые	165–365	14	5,50±0,007	5,48±0,097
	взрослые	365–565	26	5,14±0,045	5,10±0,056
		565–765	8	5,37±0,118	5,30±0,148

Таблица 5

Средние значения индекса $L.corp./L.cd.$ у самцов и самок узорчатого полоза

Пол	Возрастная группа	$L.corp.$, мм	n	$L.corp./L.cd.$	
				$M\pm m$	$Me\pm sMe$
Самцы	новорождённые	до 230	35	4,26±0,024	4,25±0,031
	молодые	230–430	13	4,47±0,071	4,50±0,088
	взрослые	430–630	29	4,14±0,054	4,05±0,068
		630–830	53	4,18±0,030	4,12±0,037
		830–1030	4	4,54±0,055	4,55±0,069
Самки	новорождённые	до 260	40	5,02±0,037	5,00±0,047
	молодые	260–460	10	5,35±0,051	5,29±0,064
	взрослые	460–660	9	5,15±0,079	5,21±0,100
		660–860	40	5,26±0,039	5,22±0,049
		860–1060	9	5,46±0,098	5,50±0,122

Глава 4. Питание

Обыкновенный уж. Рацион данного вида змей изучали в Самарской, Волгоградской и Астраханской областях. По полученным объединенным данным (табл. б), у обыкновенного ужа в Волжском бассейне земноводные составляют 70,8% от проглоченной добычи, рыбы – 29,2%. Среди амфибий преобладают озерная лягушка

(37,5%) и головастики разных видов (33,3%), среди рыб – серебряный карась (16,7%). В Волгоградской области локально отмечено преобладание рыб семейства карповых. В целом по Волжскому бассейну обыкновенный уж чаще всего проявляет себя как батрахофаг.

Таблица 6
Содержимое желудков обыкновенного ужа из Волжского бассейна (данные автора)

Пищевые объекты	Количество желудков		Количество экземпляров	
	абс.	%	абс.	%
бычок-головач <i>Neogobius gorlap</i>	1	5,0	2	8,3
серебряный карась <i>Carassius gibelio</i>	4	20,0	4	16,7
фрагмент рыбы семейства карповых Cyprinidae	1	5,0	1	4,2
озерная лягушка <i>Pelophylax ridibundus</i>	9	45,0	9	37,5
головастики чесночницы Палласа <i>Pelobates vespertinus</i>	1	5,0	2	8,3
головастики, не определенные до вида	4	20,0	6	25,0
Всего	20	100,0	24	100,0

Водяной уж. Рацион данного вида змей изучали в Самарской, Саратовской, Волгоградской и Астраханской областях (табл. 7). По полученным объединенным данным, у водяного ужа в Волжском бассейне рыбы составляют 93,0% от количества экземпляров проглоченной добычи, земноводные – 7,0%. В Самарском регионе в питании преобладает чужеродный вид рыб – бычок кругляк, в Астраханской области – озерная лягушка. Оригинальные сведения согласуются с литературными – установлено, что в большинстве районов исследований водяной уж является ихтиофагом.

Таблица 7
Содержимое желудков водяного ужа из Волжского бассейна (данные автора)

Пищевые объекты	Количество желудков		Количество экземпляров	
	абс.	%	абс.	%
серебряный карась <i>Carassius gibelio</i>	8	19,6	8	18,6
укляя <i>Alburnus alburnus</i>	3	7,3	3	7,0
щука <i>Esox lucius</i>	1	2,4	1	2,3
линь <i>Tinca tinca</i>	1	2,4	1	2,3
густера <i>Blicca bjoerkna</i>	1	2,4	1	2,3
налим <i>Lota lota</i>	6	14,7	6	14,0
окунь <i>Persa fluviatilis</i>	1	2,4	1	2,3
плотва <i>Rutilus rutilus</i>	1	2,4	1	2,3
бычок-цуцик <i>Proterorhinus marmoratus</i>	1	2,4	1	2,3
бычок-кругляк <i>Neogobius melanostomus</i>	15	36,7	17	39,6
Итого рыб:	38	92,7	40	93,0
озерная лягушка <i>Pelophylax ridibundus</i>	3	7,3	3	7,0
Итого амфибий:	3	7,3	3	7,0
Всего	41	100,0	43	100,0

Обыкновенная медянка. Собранные оригинальные сведения о питании медянки относятся к Самарскому региону и включают регистрацию нетипичного случая поедания обыкновенной медянкой водяного ужа. Синтопическое обитание этих двух видов – явление редкое. Данный случай расширяет таксономический список пищевых объектов первого вида и потребителей второго. В ходе террариумного содержания медянкой поедались прыткие ящерицы и их яйца, реже – голые мышата. Был зарегистрирован случай каннибализма. В целом, обыкновенную медянку можно назвать заурофагом – основным объектом ее питания являются ящерицы.

Узорчатый полоз. Рацион узорчатого полоза изучали в Самарской области (табл. 8). Млекопитающие составили 66,7% от количества экземпляров проглоченной добычи, птицы – 33,3%. Оригинальные сведения согласуются с литературными – узорчатый полоз может быть как териофагом, так и орнитофагом.

Таблица 8

Содержимое желудков узорчатого полоза из Самарской области (данные автора)

Пищевые объекты	Количество желудков		Количество экземпляров	
	абс.	%	абс.	%
рыжая полевка <i>Microtus arvalis</i>	2	22,2	2	22,2
остатки мелких млекопитающих Mammalia	4	44,5	4	44,5
скорлупа яиц дрозда <i>Turdus</i> sp.	2	22,2	2	22,2
скорлупа яиц дятла <i>Denroscopus</i> sp.	1	11,1	1	11,1
Всего	9	100,0	9	100,0

Каспийский полоз. Рацион каспийского полоза изучали в Астраханской области. Собственные данные (табл. 8) и литературные сведения свидетельствуют о том, что змеи данного вида в Волжском бассейне чаще всего употребляют пресмыкающихся, млекопитающих и птиц. По-видимому, у каспийского полоза, как и у ящеричной змеи, излюбленной пищей является восточная степная гадюка, поскольку в местах обитания первых последняя отсутствует или очень редка. Так, в окрестностях пос. Досанг чередуются годы с высокой численностью степной гадюки и каспийского полоза (А.Г. Бакиев, личное сообщение).

Таблица 9

Содержимое желудков каспийского полоза из Астраханской области
(данные автора)

Пищевые объекты	Количество желудков		Количество экземпляров	
	абс.	%	абс.	%
прыткая ящерица <i>Lacerta agilis</i>	1	25,0	1	25,0
разноцветная ящурка <i>Eremias arguta</i>	2	50,0	2	50,0
остатки мелких млекопитающих Mammalia	1	25,0	1	25,0
Всего	4	100,0	4	100,0

Желудки обследованных особей *палласова полоза* и *ящеричной змеи* оказались пустыми. Согласно литературным данным, они питаются млекопитающими, птицами и пресмыкающимися.

Глава 5. Репродуктивная биология

Размер и масса беременных самок. Беременных самок отлавливали в природе. Их минимальные и максимальные размеры (*min*, *max*), а также средняя и её ошибка ($M \pm m$) представлены в табл. 10. Минимальные размеры достигших половой зрелости самок растут в ряду: обыкновенная медянка → обыкновенный уж → водяной уж → узорчатый полоз.

Энергозатраты при откладке яиц (RCM) у этих видов различаются: в условиях Самарского региона относительные потери массы самок обыкновенного ужа составляют в среднем 67,7% (39,1–98,9%), водяного ужа – 88,3% (63,5–107,0%), обыкновенной медянки – 58,8% (31,7–82,9%), узорчатого полоза – 81,0% (54,7–123,9%). У яйцекладущих видов энергозатраты в среднем выше, чем у яйцеживородящей медянки, что предположительно компенсируется более ранними сроками откладки яиц.

Таблица 10
Размеры отловленных в природе беременных самок уховых змей
из Волжского бассейна (данные автора)

Вид	<i>n</i>	<i>L.corp.</i> беременной самки, мм		
		<i>min</i>	<i>max</i>	$M \pm m$
Обыкновенный уж	9	570	925	737,4±36,08
Водяной уж	14	629	950	778,7±24,38
Обыкновенная медянка	22	475	735	544,1±11,64
Узорчатый полоз	30	690	975	827,1±4,55

Сроки откладки яиц / яйцеживорождения. Отловленные автором в Волжском бассейне беременные самки обыкновенного ужа ($n=9$) откладывали яйца в террариумных условиях в период с 26 июня по 8 июля, самки водяного ужа ($n=14$) – с 26 июня по 16 июля, самки узорчатого полоза ($n=30$) – с 6 июля по 15 августа, самки обыкновенной медянки ($n=22$) – с 21 июля по 6 сентября. У яйцекладущих видов откладка яиц в более северных регионах происходила несколько позже, чем в более южных.

На примере обыкновенной медянки и узорчатого полоза из Самарской области продемонстрирована изменчивость сроков появления потомства. Самые ранние даты родов у обоих видов зафиксированы здесь в 2012 г., что можно объяснить ранним выходом змей с зимовки (первые особи были обнаружены уже 16 апреля), и, соответственно, ранними сроками спаривания этих змей. Самые поздние сроки зарегистрированы в 2011 г., когда змеи вышли с зимовки 25 апреля, а само лето было прохладным и дождливым. Таким образом, сроки появления молоди сильно растянуты и зависят от времени прихода весны, начала спаривания и температурных условий каждого конкретного сезона.

Количество потомства. Доля жировых яиц в кладках обыкновенного ужа из Самарской области составляет в среднем 2,1% (0,0–11,1%), водяного ужа – 1,8% (0,0–16,7%). У обыкновенной медянки из Волжского бассейна доля жировых яиц составляет в среднем 4,0% (0,0–33,3%), у узорчатого полоза – 5,2% (0,0–40,0%).

Количество оплодотворённых яиц, отложенных каждой самкой обыкновенного ужа из Самарской области, варьирует от 7 до 23 ($14,4 \pm 2,16$), водяного ужа – от 8 до 22 ($14,8 \pm 1,37$). Сравнительный анализ собственных и литературных данных позволил выдвинуть предположение, что в Волжском бассейне плодовитость водяного ужа снижается с севера на юг. Что касается обыкновенного ужа, то для однозначных выводов имеющихся сведений недостаточно.

Количество оплодотворённых яиц в кладках узорчатого полоза варьирует от 3 до 17 ($9,7 \pm 0,60$). Выявлена тенденция, показывающая, что максимальное количество яиц, откладываемых узорчатым полозом, увеличивается с севера на юг.

Аналогичная тенденция для обыкновенной медянки не обнаружена. Количество родившихся живых детенышей у медянок изменяется от 3 до 14 ($7,4 \pm 0,62$; $n=162$).

Размеры яиц. Длину и диаметр отложенных яиц измеряли в день откладки (табл. 11), объем яиц определяли по формуле, используемой для расчёта объема вытянутого сфероида.

По полученным цифрам, средние значения длины, диаметра и объема яиц в кладках узорчатого полоза выше, чем у обоих видов ужей. Предположительно это связано с тем, что плодовитость полоза в среднем ниже, чем плодовитость обыкновенного и водяного ужей (9,7 против 14,4 и 14,8 соответственно).

Таблица 11

Характеристика яиц в кладках ужовых змей из Волжского бассейна

Параметры яйца	Вид		
	обыкновенный уж	водяной уж	узорчатый полоз
	<i>n</i> <i>min-max</i> <i>M±m</i>		
Длина <i>l</i> , мм	126	195	281
	25,4–37,3	28,6–43,0	31,9–63,0
	30,4±0,20	34,9±0,22	43,4±0,32
Диаметр <i>d</i> , мм	126	202	288
	13,7–20,2	16,3–22,9	19,0–27,2
	17,7±0,13	19,8±0,09	23,3±0,10
Объем <i>V</i> , мм ³	122	192	278
	3331,4–6694,0	4752,5–9296,8	8077,7–17662,5
	4974,0±60,18	7156,0±66,81	12317,1±124,7

Инкубация яиц. Инкубационный период у разных видов ужовых в Волжском бассейне различается: у обыкновенного ужа он составляет от 22 до 60 дней, у водяного – от 30 до 66 дней, у узорчатого полоза – от 13 до 30 дней. Укороченные сроки инкубации яиц узорчатого полоза связаны со способностью самок данного вида задерживать яйца в яйцеводах.

Размеры и масса детенышей. Новорождённых змей измеряли и взвешивали в день выхода из яиц (табл. 12).

На основании имеющихся материалов можно сделать вывод, что в северных регионах новорождённые ужи обоих видов имеют большие размеры и массу, чем в южных. Однозначных выводов о клинальной географической изменчивости размеров новорождённых детенышей узорчатого полоза и обыкновенной медянки выявить не удалось.

Таблица 12

Характеристика новорождённых змей, полученных от самок ужовых из Волжского бассейна

Параметры новорождённых	Вид			
	обыкновенный уж ($n=115$)	водяной уж ($n=123$)	обыкновенная медянка ($n=157$)	узорчатый полоз ($n=237$)
	<i>min-max</i> <i>M±m</i>			
<i>L.corp.</i> , мм	140–186 169,9±0,93	162–200 190,7±0,56	78–164 143,8±1,92	157–265 222,4±1,20
<i>L.cd.</i> , мм	32–53 43,4±0,38	37–53 46,7±0,29	17–37 29,8±0,45	30–60 48,8±0,34
Масса, г	2,8–4,7 4,0±0,04	3,9–6,2 5,4±0,04	0,6–3,4 2,7±0,05	2,2–13,4 8,6±0,10

Корреляционные связи репродуктивных характеристик. В разделе рассмотрена связь длины и массы самки с количеством ее потомства и с его параметрами. *L.corp.* и масса перед родами беременных самок ужовых змей четырёх видов – обыкновенного и водяного ужей, обыкновенной медянки и узорчатого полоза – положительно коррелирует с общим количеством их потомства (включая жировые яйца) (рис. 4, 5).

У обыкновенного и водяного ужей объем яиц положительно коррелирует с *L.corp.* самки и с количеством яиц в кладке. Параметры вылупившегося потомства (*L.corp.* и масса) также положительно коррелируют с объемом яиц в кладке (рис. 6, 7).

Таким образом, установлено, что с увеличением длины и массы самки ужовых змей производят большее количество потомства. Самки рода *Natrix* с увеличением длины и массы могут откладывать большее количество более объемных яиц, из которых вылупляются более крупные (по длине и массе) детеныши. Как известно, значительная часть змей погибает во время первой зимовки (Гаранин, 1983). Больше шансов выжить имеют крупные детёныши. Следовательно, динамика численности популяций ужовых змей зависит от доли в них крупных самок. Данный показатель может быть использован для оценки состояния популяций в ходе экологического мониторинга.

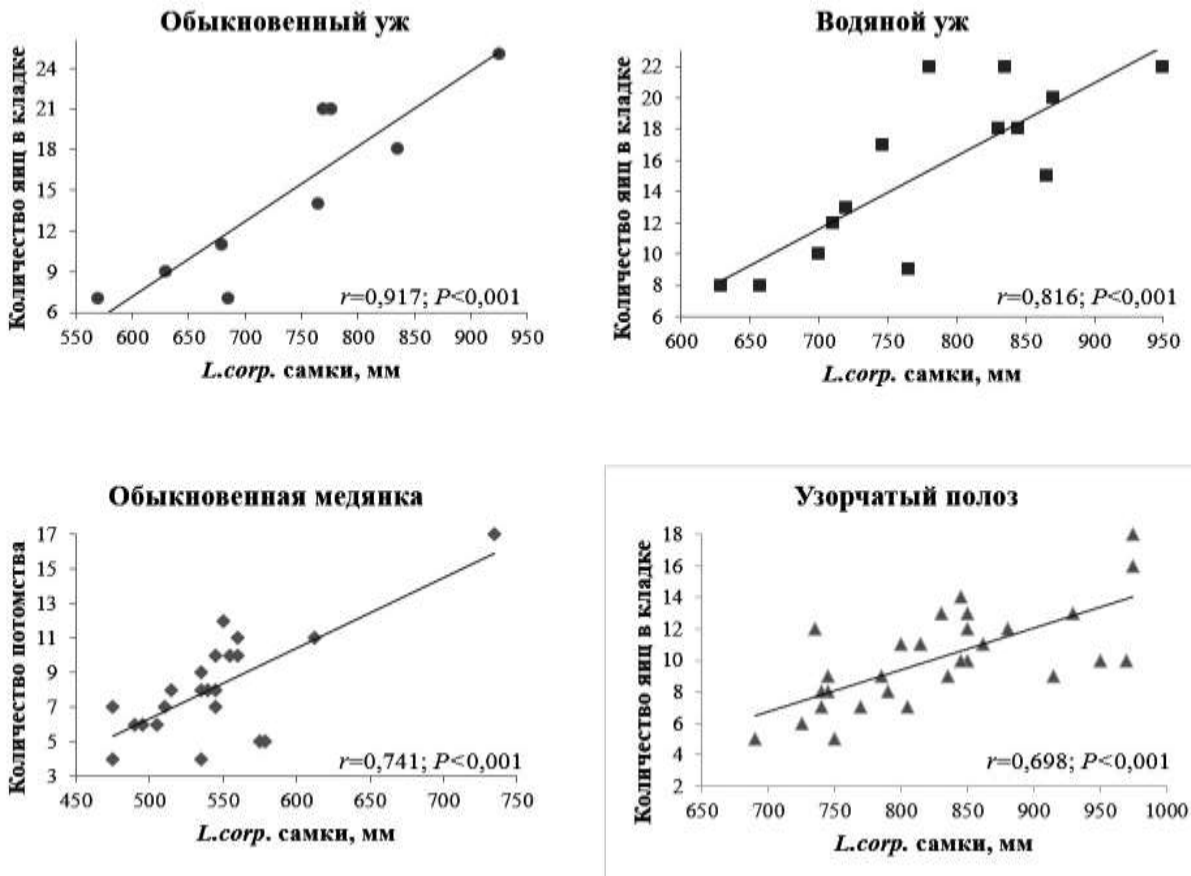


Рис. 4. Соотношение *L.corp.* самок и общего количества отложенных ими яиц в кладках узовых змей Волжского бассейна

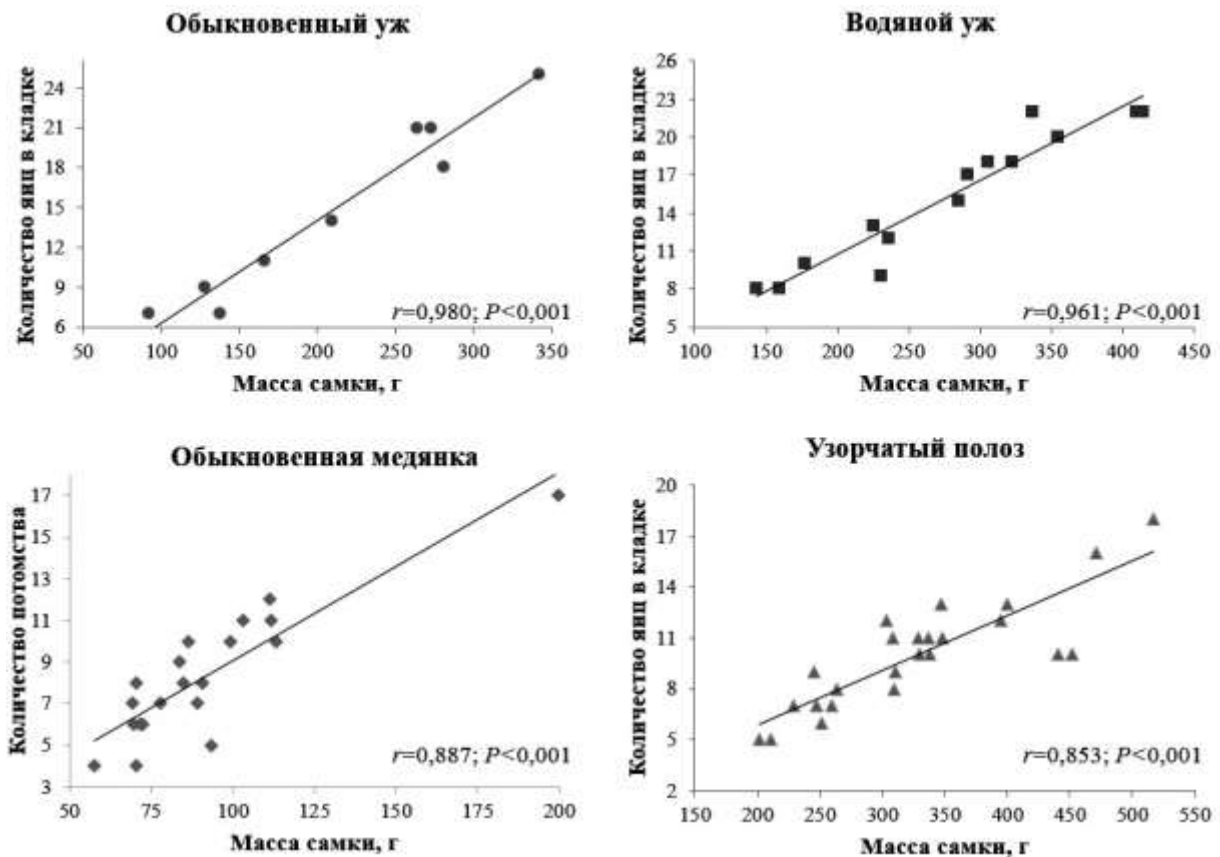


Рис. 5. Соотношение массы самок перед родами и общего количества отложенных ими яиц в кладках узовых змей из Волжского бассейна

Для трёх яйцекладущих видов – обыкновенного ужа, водяного ужа и узорчатого полоза – выявлены сходные, статистически значимые закономерности изменения формы яиц в зависимости от их количества в кладке. Так, у данных таксонов общее количество яиц в кладке (включая жировые) отрицательно коррелирует с длиной этих яиц, положительно – с их диаметром; диаметр яиц при этом отрицательно коррелирует с их длиной. Обнаруженные корреляционные связи свидетельствуют о том, что при увеличении количества яиц в кладке уменьшается их длина, но при этом увеличивается их диаметр. Выявленные корреляции могут быть обусловлены деформацией яиц при их большом скоплении в яйцеводах. Яйца в яйцеводе располагаются в один ряд: при малом их количестве они принимают вытянутую форму под давлением со стороны кожных покровов и внутренних органов. Возможности яйцевода растягиваться ограничены размерами полости тела самки, поэтому в яйцеводе не может уместиться большое количество удлинённых яиц. Чем большим количеством яиц заполнен яйцевод, тем плотнее они контактируют внутри него, надавливая друг на друга, и поэтому становятся более округлыми. Для каждого вида выразим форму яйца через отношение его диаметра к длине (рис. 8). Чем больше количество яиц в кладке, тем соотношение диаметра и длины яйца d/l ближе к единице, что означает: яйца имеют более округлую, менее вытянутую, форму. Выявленная связь между формой яиц и их количеством в кладках, скорее всего, является универсальной для многих групп яйцекладущих змей.

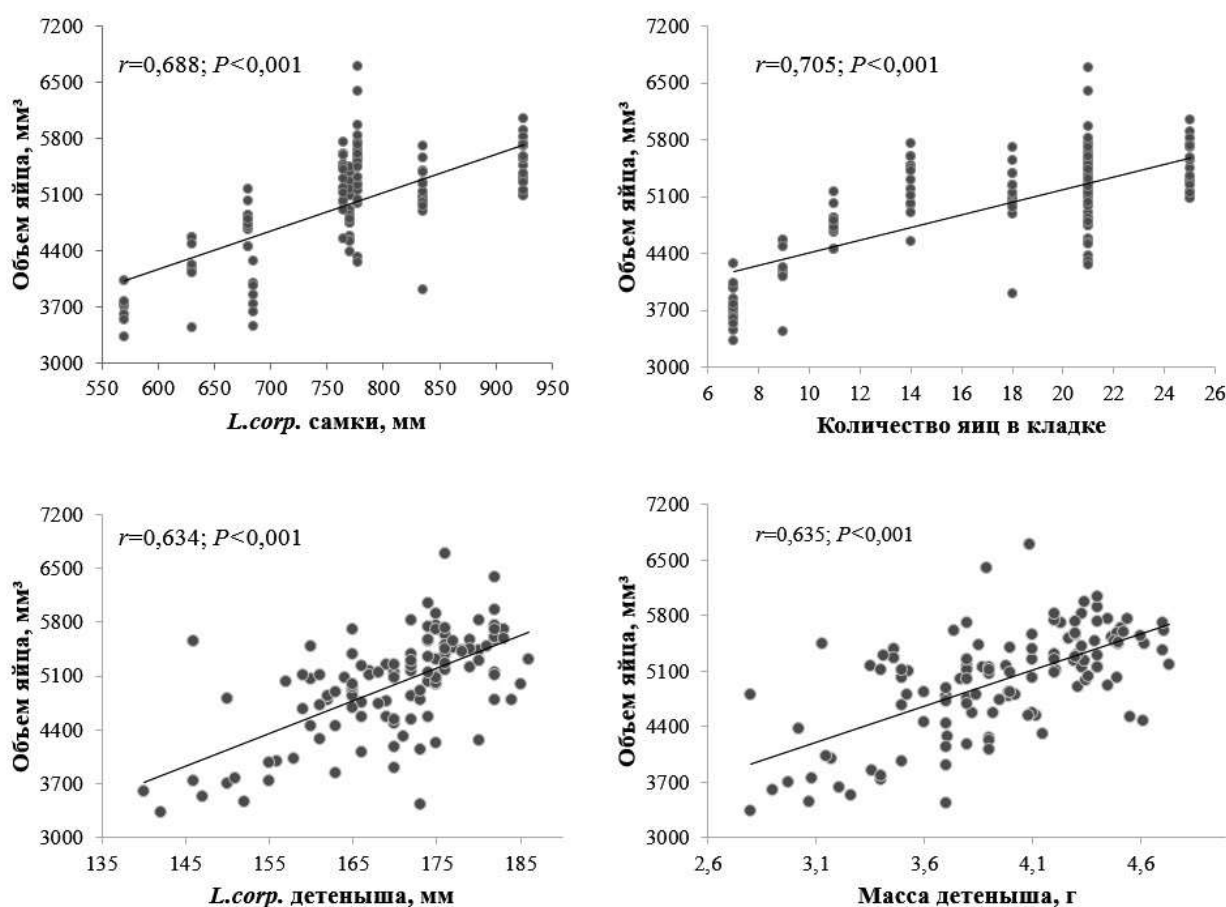


Рис. 6. Соотношение некоторых репродуктивных характеристик обыкновенного ужа из Самарской области

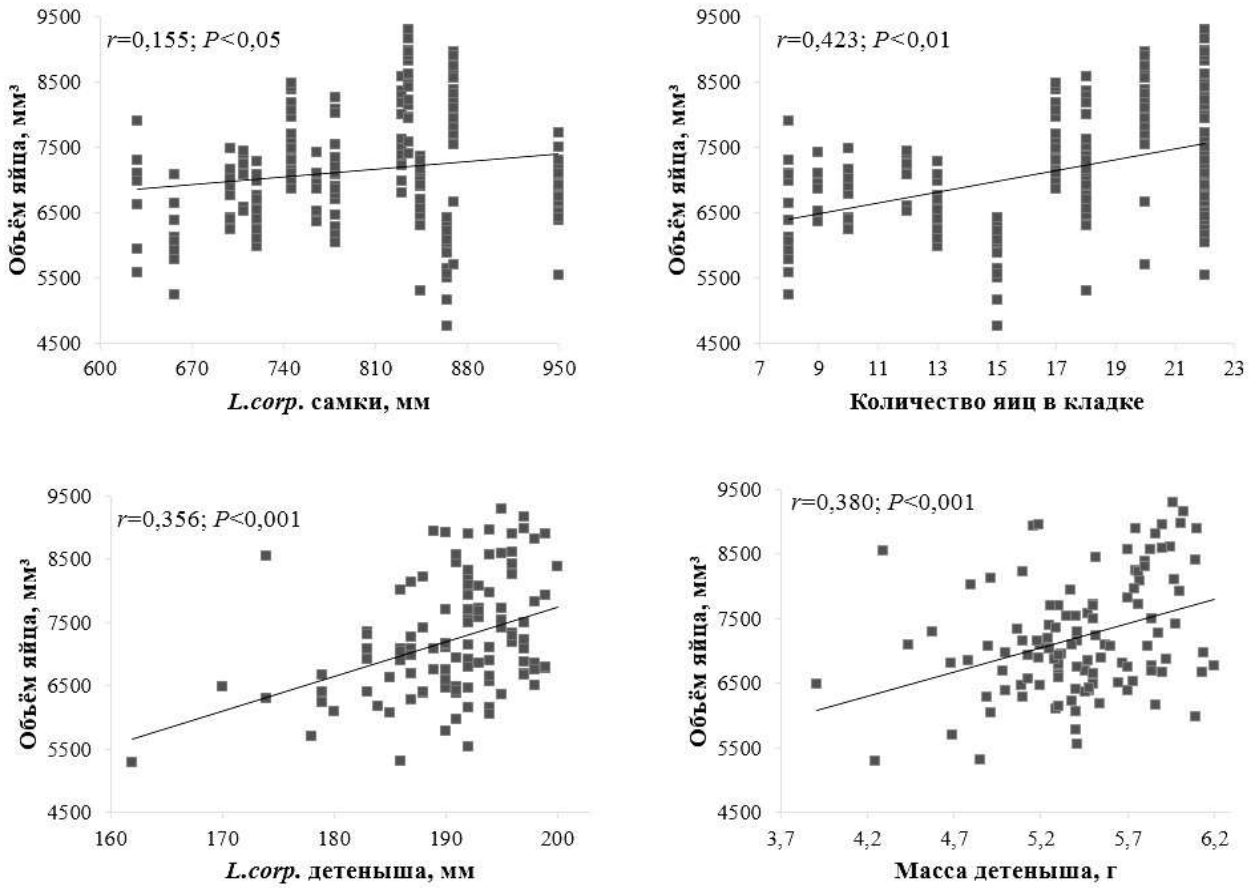


Рис. 7. Соотношение некоторых репродуктивных характеристик водяного ужа из Самарской области

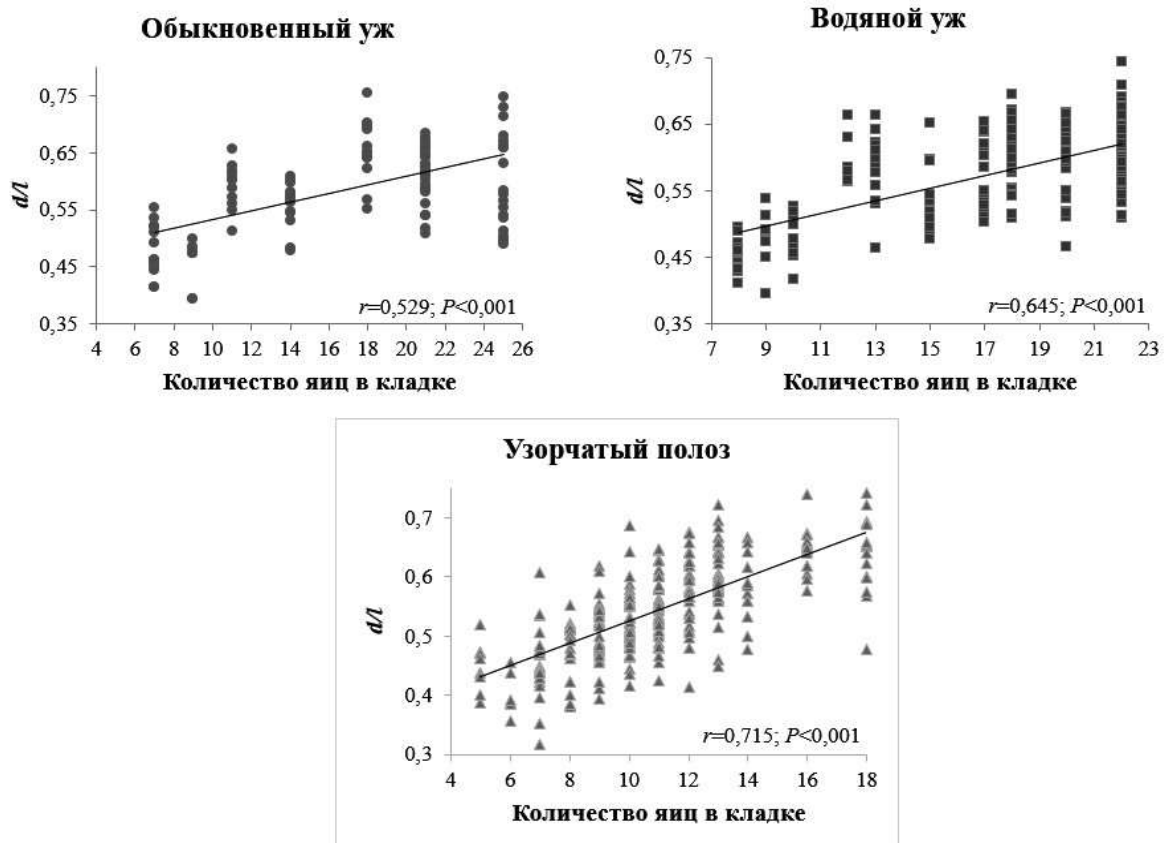


Рис. 8. Соотношение индекса d/l и общего количества яиц в кладках ужовых змей Волжского бассейна

Выводы

1. Для определения пола молодых змей можно использовать неперекрывающиеся диапазоны меристических признаков внешней морфологии взрослых особей: для обыкновенного и водяного ужей – количество подхвостовых щитков, для обыкновенной медянки и узорчатого полоза – число брюшных щитков.

2. Как у самцов, так и у самок ужовых змей возрастные изменения пропорций тела носят сходный, закономерный характер. После рождения индекс *L.corp./L.cd.* сначала увеличивается, при половом созревании он уменьшается, после наступления половой зрелости – снова увеличивается. Снижение значений индекса *L.corp./L.cd.*, т.е. относительное увеличение длины хвоста в период полового созревания, может быть связано с развитием половых органов.

3. Обыкновенный уж чаще всего проявляет себя как батрахофаг, водяной уж – как ихтиофаг, обыкновенная медянка – как заурофаг. Узорчатый, палласов и каспийский полозы, ящеричная змея питаются в основном млекопитающими, птицами и пресмыкающимися. Отмечены региональные особенности питания: так, у обыкновенного ужа в бассейне Нижней Волги локально преобладают карповые рыбы, у водяного ужа в бассейне Средней Волги – чужеродные виды рыб из семейства бычковых.

4. У четырех видов ужовых – обыкновенного и водяного ужей, медянки и узорчатого полоза – длина и масса самки положительно коррелируют с количеством ее потомства. У самок рода *Natrix* объем отложенных яиц положительно коррелирует с длиной самки и с количеством яиц в кладке, а также с длиной и массой вылупившихся детёнышей.

5. Количество яиц в яйцеводах самки влияет на их форму – чем их больше, тем более округлыми они становятся, что связано с их деформацией при большом скоплении в яйцеводах самки.

Список работ А.А. Клёниной (Поклонцевой), опубликованных по теме диссертации

В рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Клёнина, А.А. Материалы по репродуктивной биологии узорчатого полоза *Elaphe dione* в Волжском бассейне / А.А. Клёнина // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2013. – Т. 13. № 5. – С. 162–171.

2. Клёнина, А.А. К репродуктивной биологии ужей (Serpentes, Colubridae, *Natrix*) в Самарской области / А.А. Клёнина // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2014. – Т. 16, №5(5). С. 1685–1690.

3. Клёнина, А.А. Случай поедания водяного ужа обыкновенной медянкой в природе / А.А. Клёнина // Современная герпетология. – 2013. – Т. 13, вып. 3/4. – С. 164–165.

4. Епланова, Г.В. К методике инкубации яиц рептилий / Г.В. Епланова, А.А. Клёнина // Современная герпетология. – 2013. – Т. 13, вып. 3/4. – С. 160–163.

5. Поклонцева, А.А. К морфологии узорчатого полоза *Elaphe dione* в Самарской и Ульяновской областях / А.А. Поклонцева, А.Г. Бакиев, Н.А. Четанов // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2011. – Т. 13, № 5. – С. 162–171.

6. Поклонцева, А.А. О половых и возрастных различиях пропорций тела обыкновенной медянки в Самарской области / А.А. Поклонцева, А.Г. Бакиев // Вестн. Волжского ун-та им. В.Н. Татищева. Серия «Экология». – 2011. – Вып. 12. – С. 78–81.

7. Поклонцева, А.А. Сравнительный морфологический анализ молодых и взрослых медянок *Coronella austriaca* из Среднего Поволжья / А.А. Поклонцева, Н.А. Четанов, А.Г. Бакиев // Вестн. Тамбов. ун-та. – 2013. – Т. 18, вып. 6. – С. 3062–3063.

Монография:

8. Клёнина, А.А. Ужовые змеи (Colubridae) Волжского бассейна: питание, размножение, состояние охраны / А.А. Клёнина; под ред. А.Г. Бакиева. – Тольятти: Кассандра, 2015. – 104 с.

Статьи в сборниках материалов научных конференций:

9. Клёнина, А.А. Альбинизм и меланизм у ужовых змей (Colubridae) в Волжском бассейне / А.А. Клёнина // Экологический сборник 4: Тр. молодых ученых. Всерос. конф. с междунар. участием. – Тольятти, 2015. С. – 161–166.

10. Поклонцева, А.А. Инвазионные виды рыб в питании водяного ужа из Самарской области / А.А. Поклонцева // Экологический сборник 4: Труды молодых ученых. Всерос. конф. с междунар. участием. – Тольятти, 2013. С. – 135–140.

11. Поклонцева, А.А. Новые данные об узорчатом полозе *Elaphe dione* в Самарской области / А.А. Поклонцева // Экология, эволюция и систематика животных: Материалы Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. – Рязань: НП "Голос губернии", 2012. – С. 355–356.

12. Поклонцева, А.А. О биоценотическом значении и возможностях использования ужеобразных змей / А.А. Поклонцева // Материалы VIII гор. науч. студенческой конф. «Молодежь. Наука. Общество». – Тольятти, 2010. – Часть II. – С. 113–114.

13. Поклонцева, А.А. К репродуктивной биологии узорчатого полоза *Elaphe dione* в Среднем Поволжье / А.А. Поклонцева, А.Г. Бакиев // Вопросы герпетологии: Материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. – Минск: Право и экономика, 2012. – С. 249–251.

Статьи в других научных изданиях:

14. Бакиев, А.Г. Изучение пищевых связей водяного ужа в Самарской области / А.Г. Бакиев, А.А. Кириллов, А.А. Поклонцева // Вестн. ВУиТ. Сер. «Экология». – 2009. – Вып. 8. – С. 5–8.

15. Бакиев, А.Г. Пресмыкающиеся / А.Г. Бакиев, А.А. Поклонцева // Могучева гора: взаимоотношения человека и природы. – Тольятти: Кассандра, 2012. – С. 57–59.

16. Бакиев, А.Г. Пресмыкающиеся / А.Г. Бакиев, А.А. Поклонцева // Могучева гора и ее окрестности. Подорожник. – Тольятти: Кассандра, 2013. – 59–61 с.

17. Епланова, Г.В. Пресмыкающиеся Мордовинской поймы и их охрана / Г.В. Епланова, А.А. Поклонцева, А.Г. Бакиев // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2013. – Т. 22, № 4. – С. 78–81.

18. Клёнина, А.А. Населяющие Волжский бассейн рептилии (пресмыкающиеся) – черепахи, ящерицы и змеи / А.А. Клёнина // Экологическая наука на Волге: история, состояние, перспективы. – 2014. – С. 32–34.

19. Клёнина, А.А. О корреляционной связи формы яиц с их количеством в кладках обыкновенного ужа *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) / А.А. Клёнина, А.Г. Бакиев // Принципы экологии. – 2014. – Т. 3, № 4. – С. 68–77.

20. Поклонцева, А.А. К репродуктивной биологии обыкновенной медянки / А.А. Поклонцева // Современная герпетология: проблемы и пути их решения. ЗИН РАН. – СПб., 2013. – С. 125–128.

21. Поклонцева, А.А. К экологии обыкновенной медянки / А.А. Поклонцева // Вестн. Волжского ун-та им. В.Н. Татищева. Сер. «Экология». – 2009. – Вып. 8. – С. 20–22.

22. Поклонцева, А.А. Водяной уж в национальном парке «Самарская Лука» / А.А. Поклонцева, А.Г. Бакиев, А.С. Соколов // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2013. – Т. 22, № 4. – С. 82–84.

Подписано к печати 11.11.2015
Тираж 100 экз. Заказ № 6
Издательство ИЭВБ РАН
445003, г. Тольятти, ул. Комзина, 10