

**МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ
БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК**

На правах рукописи



ГОРЕЛОВ РОМАН АНДРЕЕВИЧ

**ЯДООТДАЧА И ТОКСИЧНОСТЬ ЯДОВИТОГО СЕКРЕТА
ГАДЮК ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА**

Специальность: 03.02.08 – экология (биология)

Диссертация

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:

Маленёв А.Л.,

кандидат биологических наук

Тольятти 2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

Разделы	Страницы
ВВЕДЕНИЕ	3–7
ГЛАВА 1. ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОБЫКНОВЕННОЙ И ВОСТОЧНОЙ СТЕПНОЙ ГАДЮК (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)	8–46
1.1. Географическое распространение	8–13
1.2. Биотопическая приуроченность	13–17
1.3. Питание	17–32
1.4. Ядопродуктивность	32–35
1.5. Токсичность ядовитого секрета	35–46
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	47–54
2.1. Образцы ядовитого секрета	47–50
2.2. Определение среднесмертельных доз ядов	51–54
ГЛАВА 3. ЯДООТДАЧА ОБЫКНОВЕННОЙ И ВОСТОЧНОЙ СТЕПНОЙ ГАДЮК	55–69
3.1. Межвидовые различия в ядоотдаче	55–56
3.2. Выход яда у самцов и самок	56–57
3.3. Зависимость ядоотдачи от линейных размеров тела	58–59
3.4. Зависимость выхода яда от массы тела	59–61
3.5. Динамика ядоотдачи в течение сезона активности	61–66
3.6. Связь выхода яда с температурой в местообитании	66–68
ГЛАВА 4. ТОКСИЧНОСТЬ ЯДОВИТОГО СЕКРЕТА ГАДЮК	69–85
4.1. Среднесмертельные дозы яда гадюк для мышей	70–79
4.2. Среднесмертельные дозы яда гадюк для сверчков	79–88
ВЫВОДЫ	89–90
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	91–114

ВВЕДЕНИЕ

Речной бассейн Волги населяют гадюки, согласно принятой в настоящее время автором систематике, двух видов – обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) и восточная степная гадюка, или гадюка Ренара *V. renardi* (Christoph, 1861). Первый вид представлен в Волжском бассейне номинативным подвидом *V. b. berus* (Linnaeus, 1758) и лесостепным подвидом, или гадюкой Никольского *V. b. nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986, второй – номинативным подвидом *V. r. renardi* (Christoph, 1861) и гадюкой Башкирова *V. r. bashkirovi* Garanin, Pavlov et Bakiev, 2004. На систематику гадюк Волжского бассейна имеются и другие точки зрения, их поддерживают в последние годы многие отечественные ученые (например: Ананьева, Орлов, 2005; Кайбелева и др., 2005; Великов и др., 2006 Дунаев, Орлова, 2012, 2014, 2017, 2018).

Актуальность темы исследований. Гадюки в течение всей жизни продуцируют ядовитый секрет, который используется ими для умерщвления добычи и ее частичного переваривания, а также для самозащиты. Их укусам подвергаются люди и домашние животные. Яды гадюк обыкновенной *Vipera berus* и восточной степной *V. renardi* являются источником ценных биологически активных веществ и находят применение при изготовлении лекарственных препаратов.

В настоящее время проблемы охраны и рационального использования биологических ресурсов, к которым относятся и гадюковые змеи, приобретают все большую значимость. Сохранение природных популяций гадюк при их рациональном использовании возможно не только с помощью охраны местообитаний, но и за счет внедрения научно обоснованного регламента размерно-полового состава отлавливаемых гадюк (Яды змеиные..., 1977; Рагозин и др., 1978; Бакиев, Маленёв, 1999), ядовзятия в полевых условиях (Ламброс, Недялков, 1977), выпуска в природу потомства пойманных беременных самок (Рагозин и др., 1978; Бакиев и др., 2015),

увеличения сроков жизни отловленных змей (Рагозин и др., 1978; Павлов, 1998), разведения в условиях неволи (Куриленко, 1987; Luiselli, 1990; Кудрявцев и др., 1995), интенсивных методов выращивания (Грубант и др., 1972, 1973; Бережной, 1989; Маленёв и др., 2000;), а также путем повышения ядопродуктивности животных-доноров. В связи с этим исследование ядоотдачи змей в зависимости от факторов, влияющих на нее в природе и в искусственных условиях, является также не менее актуальной задачей.

Основной характеристикой биологической активности зоотоксинов, в частности змеиных ядов, является токсичность. Сравнительную оценку токсичности веществ проводят с использованием среднесмертельной дозы (ЛД₅₀), которая вызывает гибель 50% экспериментальных животных в течение фиксированного интервала времени. Опубликованные данные о токсичности ядов обыкновенной и восточной степной гадюк (Calmette, 1908; Schöttler, 1951; Яды змеиные..., 1977; Орлов и др., 1990; Calderón et al., 1993; Гелашвили и др., 1995, 2015; Хомутов, 1995; Яд гадюки обыкновенной..., 1998; Яд гадюки степной..., 1998; Маленёв и др., 2006, 2007, 2013, 2015; Starkov et al., 2007; Бакиев и др., 2008а, б; Ширяева, 2011; Malina, 2015 и др.) не позволяют составить полную картину ее изменчивости. Определение диапазона значений ЛД₅₀ ядовитого секрета в зависимости от межвидовых, внутривидовых, географических и возрастных особенностей гадюк имеет первоочередное значение для совершенствования нормативно-технической документации на яды обыкновенной и восточной степной гадюк как фармацевтического сырья.

Цель и задачи исследования. Цель работы – анализ эколого-биологических особенностей ядоотдачи и токсичности ядов гадюк Волжского бассейна. Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- 1) исследовать зависимость ядоотдачи от видовой принадлежности гадюк, половой принадлежности особей, линейных размеров и массы их тела;

- 2) выявить особенности сезонной динамики ядоотдачи змей в природных условиях;
- 3) сравнить токсичность ядовитого секрета новорожденных и взрослых гадюк;
- 4) оценить зависимость токсичности яда гадюк от его цвета и половой принадлежности змей-доноров;
- 5) определить значения среднесмертельных доз (ЛД₅₀) ядов взрослых гадюк для разных животных, являющихся объектами питания гадюк в природе.

Научная новизна. Впервые для гадюк Волжского бассейна установлены особенности выхода ядовитого секрета в зависимости от видовой и половой принадлежности особей, размеров тела и массы. Определен характер динамики ядоотдачи гадюк в течение сезона активности и показана корреляционная связь выхода яда с температурой окружающей среды в местах обитания. Впервые выявлены возрастные различия в токсичности ядов обыкновенной и восточной степной гадюк, свидетельствующие об изменениях свойств ядовитого секрета в процессе онтогенеза. Определены значения ЛД₅₀ ядов четырех подвидов гадюк, встречающихся в бассейне Волги (*V. b. berus*, *V. b. nikolskii*, *V. r. renardi*, *V. r. bashkirovi*) для разных животных, являющихся пищевыми объектами гадюк. Проанализированы видовые, подвидовые и географические особенности в токсичности ядов и показана взаимосвязь токсичности ядовитого секрета гадюк с особенностями их рациона.

Теоретическая и практическая значимость работы. Положения, выносимые на защиту, и выводы диссертации расширяют сложившиеся представления о ядопродуктивности и токсичности ядов змей. Выявленные на гадюках зависимости ядоотдачи от пола, размеров и массы особей сходны с таковыми у других видов ядовитых змей и, вероятно, имеют универсальный характер. Общебиологический интерес представляет сравнительный анализ токсичности ядов обыкновенной и восточной степной гадюк для животных

разных систематических групп. Полученные результаты показывают связь токсичности ядовитого секрета гадюк с их пищевыми предпочтениями. Материалы диссертации, характеризующие ядоотдачу гадюк, необходимы при организации производства змеиных ядов и определении размерно-полового состава заготавливаемых змей-доноров. Оригинальные данные о географической изменчивости токсичности ядовитого секрета гадюк имеют первоочередное значение для совершенствования нормативно-технической документации на яды обыкновенной и восточной степной гадюк как фармацевтического сырья. Первичный материал по ядоотдаче и токсичности ядовитого секрета гадюк может быть использован в научно-исследовательской работе для дальнейшего анализа.

Основные положения, выносимые на защиту:

- 1) выход ядовитого секрета у гадюк определяется их видовой принадлежностью, линейными размерами и массой тела;
- 2) ядоотдача гадюк изменяется в течение сезона активности и зависит от температуры окружающей среды в местах их обитания;
- 3) ядовитый секрет новорожденных гадюк отличается от такового взрослых особей значениями LD_{50} , что свидетельствует о наличии онтогенетических изменений свойств ядовитого секрета у гадюк;
- 4) токсичность яда гадюк исследуемых видов различна для разных пищевых объектов и отражает видовые и внутривидовые особенности пищевого рациона гадюк.

Личный вклад соискателя. Соискатель лично участвовал в экспедиционных исследованиях для отлова гадюк, проводил ядовзятия, принимал непосредственное участие в проведении токсикометрических экспериментов и содержании экспериментальных животных. Полученные результаты обработаны соискателем с применением современных статистических методов (расчет значений LD_{50} был проведен в среде R). Основные положения, текст и выводы диссертации, написаны автором по

плану, согласованному с научным руководителем. Доля соискателя в совместных публикациях пропорциональна числу соавторов.

Апробация работы. Результаты диссертационных исследований докладывались и обсуждались на следующих конференциях: XXIII чтения памяти проф. В.А. Попова (Казань, 2012); Российская научная конференция «Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 5» (Тольятти, 2013); Всероссийская конференция «Фундаментальные, прикладные и образовательные аспекты зоологических исследований», посвященная 100-летию со дня рождения профессора Антона Михайловича Болотникова (Пермь, 2014); V международная молодежная научная конференция «Актуальные проблемы экологии Волжского бассейна» (Тольятти, 2015); VI съезд Герпетологического общества им. А.М. Никольского (Пушино, 2015); VI всероссийская молодежная научная школа-конференция с международным участием «Актуальные проблемы экологии Волжского бассейна» (Тольятти, 2017); VII съезд Герпетологического общества им. А.М. Никольского (Махачкала, 2018).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 15 печатных работ, в том числе 7 статей в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК, и две монографии.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, четырех глав, выводов, списка использованной литературы и одного приложения. Работа изложена на 114 страницах, содержит 21 таблицу и 16 рисунков. Список литературы включает 217 источников, в том числе 36 на иностранных языках.

Благодарности. Автор благодарит научного руководителя А.Л. Маленёва за разработку тематики и поддержку на всех этапах работы, а также выражает признательность Т.Н. Атяшевой, А.Г. Бакиеву, Е.В. Еплановой, А.А. Клёниной, А.Е. Кузовенко, А.В. Павлову, М.К. Рыжову, М.В. Пестову, В.Г. Старкову, М.В. Ушакову и В.К. Шитикову за помощь при сборе материала и проведении экспериментов, а также за ценные консультации.

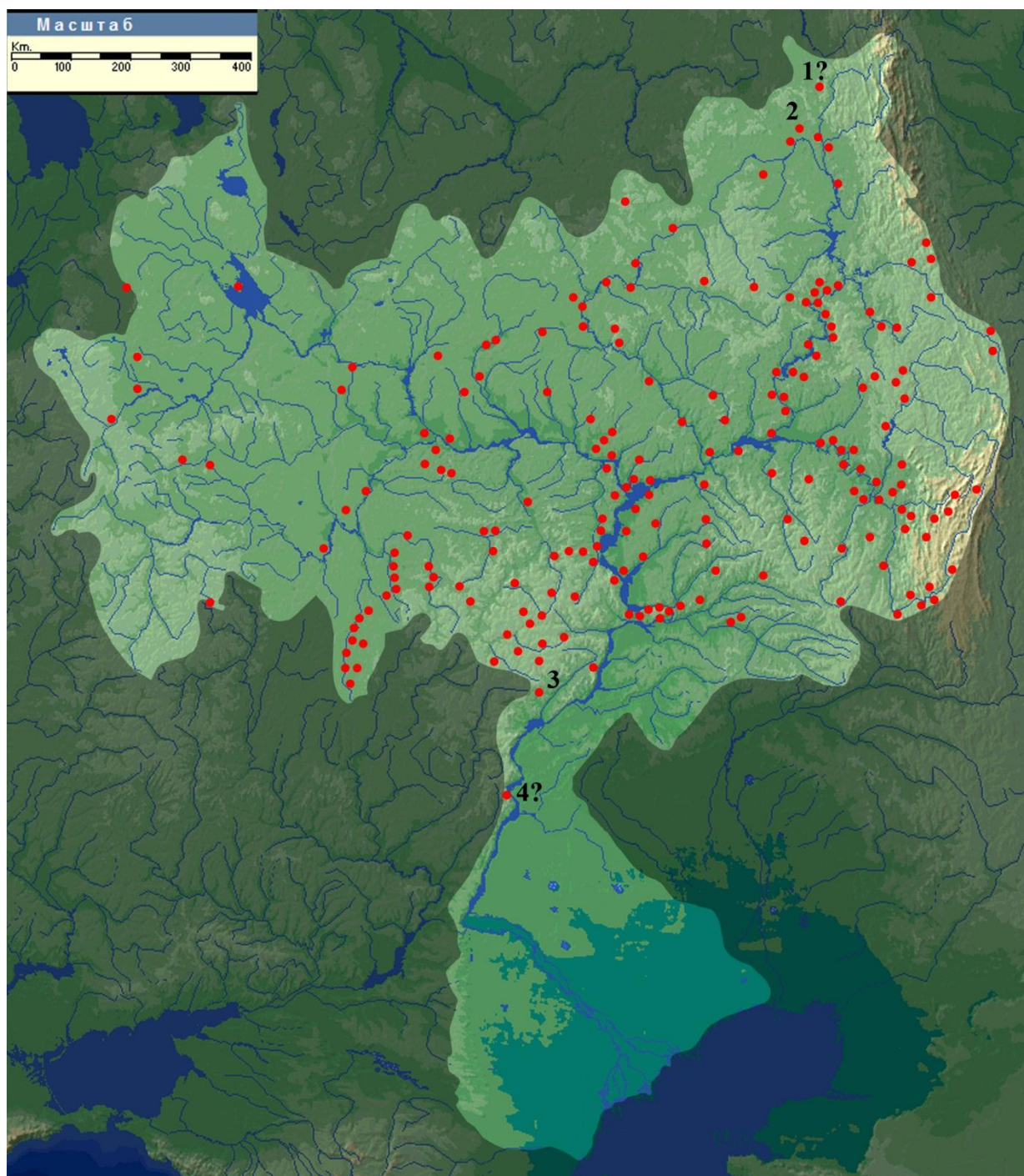
ГЛАВА 1. ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОБЫКНОВЕННОЙ И ВОСТОЧНОЙ СТЕПНОЙ ГАДЮК (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

1.1. Географическое распространение

Через Волжский бассейн проходят южная граница ареала обыкновенной гадюки и северная граница ареала восточной степной гадюки. Приблизительные границы ареалов гадюк в Волжском бассейне приведены в ряде публикаций (Терентьев, Чернов, 1949; Банников и др., 1977; Atlas of..., 1997; Nilson et al., 2005; Бакиев и др., 2008а, б), сводные данные о местах находок на территории бассейна Волги – в монографии А.Г. Бакиева и соавторов (2015) (рисунки 1 и 2).

Упоминание обыкновенной гадюки в Ахтубинском районе Астраханской области (Божанский, Полынова, 1998) не подкреплено реальными доказательствами и является явно ошибочным (Бакиев и др., 2015). Ареал обыкновенной гадюки в Волгоградской области, по-видимому, захватывает только Донской речной бассейн и не заходит в Волжский бассейн (Божанский, 2004; Nilson et al., 2005; Гордеев, 2012, 2013; Бакиев и др., 2015; Яковлев и др., 2015). Данный вид гадюк отмечался ошибочно как на побережье Волго-Донского канала (Марков и др., 1969), так и на северо-востоке Камышинского района, в бывшем заказнике «Щербаковская балка» (пункт 4 на рисунке 1) (Кубанцев, Колякин, 1989; Завьялов, Табачишин, 1998; Шляхтин и др., 2001; Табачишин и др., 2003). По мнению Б.С. Кубанцева (1996), за последние десятилетия южная граница ареала обыкновенной гадюки сместилась на север, поскольку она, с его слов, в 1960-х гг. встречалась «лишь немногим севернее Волгограда» (с. 13). Никаких убедительных доказательств в пользу того, что обыкновенная гадюка обитает в Волгоградской области за пределами Донского бассейна, найти не удалось. Самый южный пункт Волжского бассейна, где достоверно обитает

обыкновенная гадюка, находится в Базарно-Карабулакском районе Саратовской области (пункт 3 на рисунке 1) (Завьялов и др., 2006б; Бакиев и др., 2015).



**Рисунок 1. Места находок обыкновенной гадюки в Волжском бассейне
(из: Бакиев и др., 2015, с. 71)**

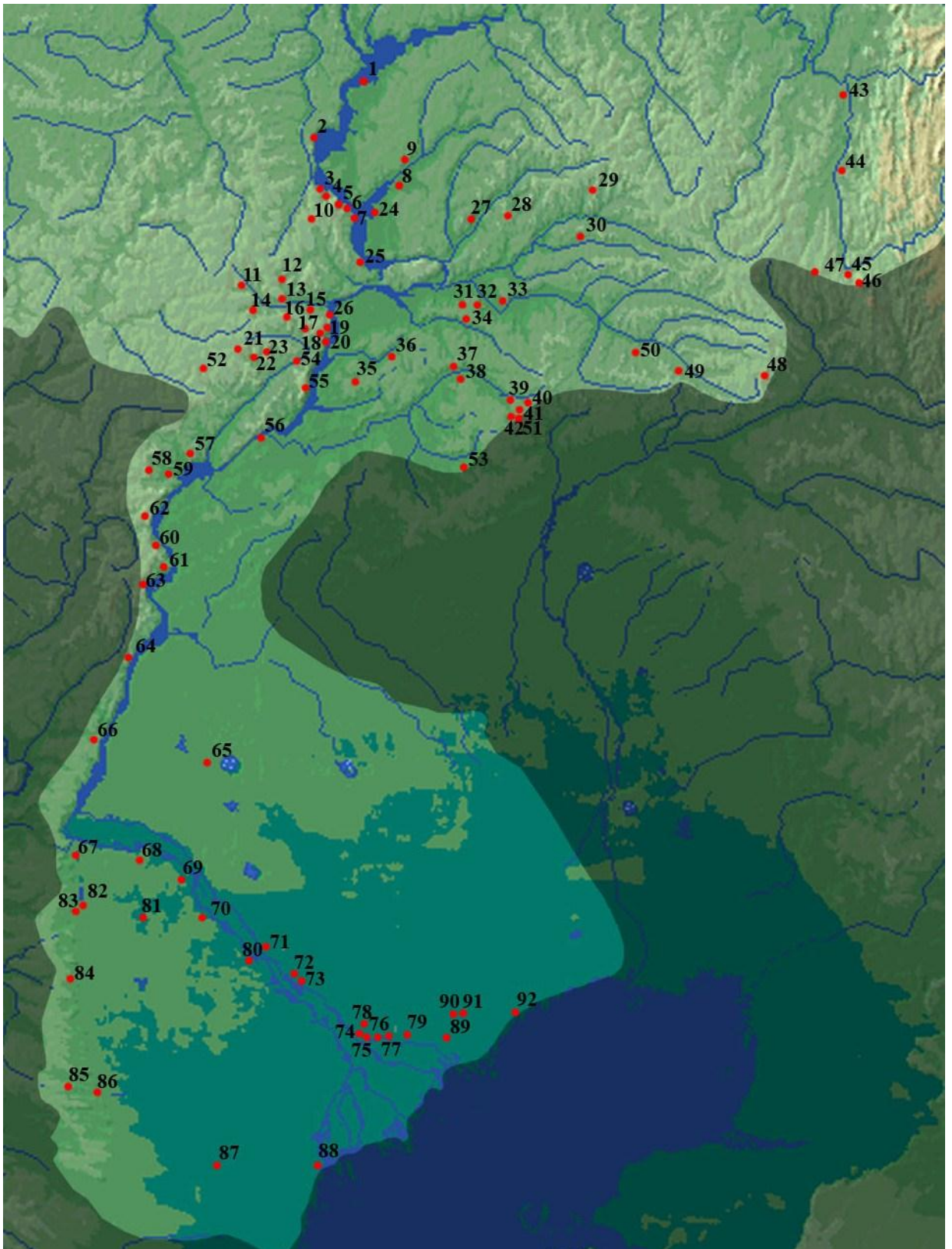


Рисунок 2. Современные места находок восточной степной гадюки в пределах Волжского бассейна (из: Бакиев и др., 2015, с. 125)

Согласно принятой нами систематике, обыкновенная гадюка *Vipera berus* представлена в Волжском бассейне двумя подвидами – номинативным подвидом *V. b. berus* и лесостепным, или гадюкой Никольского *V. b. nikolskii*. Анализ морфологических признаков в европейской части России и Украине выявил сложный переход от *nikolskii* к *berus* и обширную зону их интерградации, заходящую в Волжский бассейн (Зиненко, 2003; Мильто, 2003; Milto, Zinenko, 2005; Завьялов и др., 2006а; Маленёв и др., 2010). 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 нуклеотидной последовательности митохондриальной ДНК (фрагмента гена цитохрома *b*, генов 12S РНК и НАДН-дегидрогеназы) из образцов, относящихся к Волжскому бассейну, в группу «*berus*» вошли образцы из республик Чувашия и Удмуртия, Нижегородской, Пермской и Самарской областей (Kalyabina et al., 2002; Калябина и др., 2003; Joger et al., 2003; Великов и др., 2006; Ефимов и др., 2007, 2008а, б). Отдельные экземпляры из Мордовии и Тульской области содержат высокоспецифичный для гадюки Никольского аллель 152 п.н. (Ефимов, 2008). В Волжском бассейне выявлены популяции, в которых гадюк по одним признакам можно отнести к *berus*, а по другим – к *nikolskii*. Так, выявлены популяции (Чувашия, Пермский край), 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* (Маленёв и др., 2010; Зайцева, 2011; Бакиев и др., 2015). 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 (Бакиев и др., 2015).

Восточная степная гадюка *Vipera renardi* распространена в Волжском бассейне на север до Спасского района Татарстана, где вид обитает на северном пределе своего распространения, населяя волжские острова Спасского архипелага и прилегающий к ним материковый участок левобережья Волги (пункт 1 на рисунке 2) (Pavlov et al., 2010; Павлов А. и др., 2011a). Судя по литературным сведениям, северный предел распространения еще полвека назад мог находиться на несколько десятков километров северо-восточнее. 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 ни коллекционным материалом, ни исследованиями последних лет.

Обитающая в Татарстане популяция восточной степной гадюки относится к подвиду, названным гадюкой Башкирова *V. r. bashkirovi* (Гаранин и др., 2004). Гадюка Башкирова не встречена за пределами Волжского бассейна. Она известна здесь не только из Спасского района Татарстана, но и из некоторых районов Ульяновской и Самарской областей. Остальную часть видового ареала, относящегося к Волжскому бассейну, населяет номинативный подвид *V. r. renardi* (Бакиев и др., 2015).

Географическое распространение двух видов гадюк в целом полностью охватывает Волжский бассейн. А.Н. Песковым (2003) отмечалось, что ареалы обыкновенной и восточной степной гадюк на территории Волжского бассейна перекрываются в лесостепной и степной зонах, где эти два вида в

качестве симпатричных отмечены в районах, административно относящихся к республикам Башкортостан и Татарстан, областям Волгоградской, Оренбургской, Пензенской, Самарской, Саратовской и Ульяновской. Однако обыкновенная гадюка в Волгоградской области достоверно не встречается в бассейне Волги, а, как отмечалось выше, населяет Волгоградскую область только в бассейне реки Дон.

Таким образом, в Волжском бассейне два вида гадюк совместно встречаются в границах республик Башкортостан и Татарстан, областей Оренбургской, Пензенской, Самарской, Саратовской и Ульяновской. В обозначенной зоне симпатрии находятся все известные пункты встреч гадюки Башкирова *V. r. bashkirovi*, вероятно, имеющей гибридогенное происхождение от двух названных видов (Павлов А. и др., 2011б; Павлов А., Петрова, 2011; Peskov et al., 2012; Бакиев, 2013; Бакиев и др., 2015).

1.2. Биотопическая приуроченность

Биотопы пресмыкающихся объединяют в три группы: лесные, открытые и водоемы (Гаранин, Щербак, 1989). В монографии В.И. Гаранина «Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края» (1983) степная гадюка отмечена как редкий вид для лесных биотопов и обычный – для открытых, а обыкновенная гадюка как обычный для лесных и редкий для приводных. В.А. Кривошеев (2002) дополнил сведения о биотопическом распределении обыкновенной гадюки в Волжско-Камском крае, отнеся ее в Ульяновской области и к редким для открытых биотопов видам.

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, вырубки, поросшие брусникой, малиной или другими, характерными для данной местности видами полукустарников и кустарников. В антропогенном ландшафте змеи могут попадаться в лесопарках, на границах с сельхозугодьями, в заброшенных постройках, на кладбищах и т.д. 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 (Гаранин, 1983; Хабибуллин, 2001; Песков, 2003; Гаранин и др., 2004; Павлов А. и др., 2004; Ручин, 2005; Бакиев и др., 2009, 2015). 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» (с. 20).

Распределение восточной степной гадюки 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 полынной 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 и др., 2001; Павлов П., 2000, 2001; Хабибуллин, 2001; Ждокова, 2003; Кармышев, Табачишин, 2003; Песков, 2003; Гаранин и др., 2004; Кривошеев, 2006; Быков и др., 2009). На севере Нижнего Поволжья избегают увлажненных лесных участков пойм рек и агроценозов (Табачишина и др., 2002). На юге междуречья Волги и Урала гадюки отсутствуют в барханных и разбитых песках (Чернов, 1954).

Главным признаком, объединяющим различные ландшафты, пригодные для обитания ренаровой гадюки, можно считать высокое разнообразие микробиотопов, обеспечивающих наличие множества укрытий, микроклиматический градиент и условия 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 также в трех популяциях гадюки Башкирова (Бакиев и др., 2015).

Степная гадюка в Волжском бассейне за пределами районов симпатрического обитания с обыкновенной гадюкой населяет в основном открытые биотопы в зоне степей, полупустынь и пустынь. Обыкновенная гадюка обитает за пределами районов симпатрии в лесной зоне. Поэтому можно сказать, что открытые биотопы более типичны для степной гадюки, а лесные – для обыкновенной (Песков, 2003).

Несмотря на такое, в общих чертах, биотопическое разделение, оба вида населяют еще лесостепную зону и могут встречаться здесь в одних и тех же биотопах, причем гибридизируя. Так, в 2008 г. в Спасском районе Республики Татарстан выявлено синтопическое обитание *V. berus* и *V. renardi*. Открытый материковый участок левобережья Волги, где отмечена синтопия, занимает площадь 4,5–5,0 км². С северной и северо-западной стороны он граничит с протоками и заводами Куйбышевского водохранилища, с южной и юго-восточной – с лесным широколиственным массивом, что определяет характер формаций, включающих ксерофильные, мезофильные и гигрофильные виды. Основу сообщества представляет антропогенно-производный «кустарниковый луг» со степными элементами, обилием рудеральной растительности и ракитником русским (Pavlov et al., 2010; Павлов А. и др., 2011a). Биотопические особенности в целом близки к таковым типовой территории гадюки Башкирова *V. renardi bashkirovi* (Бакин, Павлов, 2000; Павлов А., Бакин, 2001), находящейся менее чем в 15 км выше по течению, на о. Спасский (Гаранин и др., 2004). Различия связаны главным образом с антропогенным воздействием, которое обусловлено выпасом скота, сенокошением и рекреацией на материковом участке, а также близостью широколиственного леса. Сопредельный лесной массив является местообитанием *V. berus*, откуда она проникает на территорию синтопии (Pavlov et al., 2010; Павлов А. и др., 2011a).

В августе 2008 г. на данной территории были отловлены 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 рождения детенышей. Черная самка, как и ее потомство, по результатам анализа последовательностей ядерных генов *BACH-1* и *Rag-1*, оказалась гибридом между обыкновенной и степной гадюками. Потомство обеих самок имело промежуточный – между *V. renardi* и *V. berus* – габитус, протеолитическую активность и пептидный состав яда. Эти данные (Павлов А. и др., 2011а) дали достаточно оснований, чтобы считать естественную гибридизацию между этими видами фактически подтвержденной. Понятно, что гибридизация при биотопической изоляции видов была бы невозможна.

1.3. 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; Никольский, 1916; Положенцев, 1937, 1941; Мальчевский, 1941; Калецкая, 1953; Чернов, 1953; Попов и др., 1954; Огороков, 1964; Чан Къен, 1967; Жаркова, 1971; Ткаченко, 1971; Гаранин, 1976, 1977, 1983, 1995; Белова, 1978; Ушаков, 1980; Приезжев, Попова, 1983; Ушаков, Пестов, 1983; Божанский, 1986; Чегодаев, 1990; Ермаков, 1997; Завьялов, Табачишин, 1998а, б; Павлов П., Павлов А., 2000; Кривошеев, 2002, 2006; Павлов П., 2002, 2004; Лазарева, 2003; Песков, 2003; Табачишин и др., 2003, 2006; Bakiev u.a., 2005; Бакиев и др., 2008б, 2009, 2015; Ручин, 2017).

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. Огороков (1964), В.Е. Киселев (1986) упоминают потребление молодыми обыкновенными 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 обыкновенной 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).

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).

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, 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 условиях искусственного содержания предпочитаемыми кормами в объединенной выборке вида со Средней Волги (Марий 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 (Бакиев и др., 2015).

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 полевков 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.

В.Н. Грубант и соавторы (1972) описывают выращивание молодежи обыкновенных 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. обыкновенная гадюка прожила в биологическом кабинете пединститута 5 месяцев без пищи.

Перейдем к питанию восточной степной гадюки (гадюки Ренара, или ренаровой гадюки).

Характер ее питания 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, 2010).

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, 1929, 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. 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 (Бакиев и др., 2015).

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 coeruleascens*, *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 (Бакиев и др., 2009).

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%), домовых 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 были прослежены 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., 2010). 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 таблице 1. 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 1

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

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. Данные из Астраханской области (Бакиев и др., 2010) 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).

А.Г. Бакиев и соавторы (2010) сообщают, что родившаяся в неволе молодь гадюки Башкирова *V. r. bashkirovi* из Татарстана охотно питается мышами, отказываясь, как правило, от прямокрылых насекомых и ящериц. А.А. Фурман с соавторами (2011) пишут, что при выкармливании молодых змей из этой же популяции в качестве стартового корма использовали кобылок, нимф бананового сверчка и мраморного таракана; при этом менее половины змей начали питаться самостоятельно, остальных пришлось кормить искусственно. Постепенно в рацион молодых гадюк Башкирова стали включать кусочки мяса курицы и говядины, добавляя в мясо витамины и глицерофосфат кальция, после чего змеи переходили на самостоятельное питание, интенсивно росли и набирали массу. Всех гадюк, кроме одной, перевели на кормление мясом. Оставшаяся особь самостоятельно питалась насекомыми, заметно отставая в росте от остальных. Авторы (Фурман и др., 2011) пришли к выводу, что в искусственных условиях целесообразнее использовать в качестве стартового корма для гадюк Башкирова не насекомых, а молодняк грызунов, либо куски мяса (предпочтительно мышинное) с добавлением витаминно-минеральных подкормок.

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 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., 2010). Т.Н. Макарова и А.Л.

Маленёв (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 сеголеток 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 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 (Бакиев и др., 2015). 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* извлечена полевка с многочисленными яйцами мух на шерсти (Бакиев и др., 2015).

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 (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 саранчовых, 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 (2010), в 2009 г. был хорошо выражен один пик – в начале осени.

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).

Таким образом, питание двух видов гадюк, населяющих Волжский бассейн, во многом сходно. В состав кормов, потребляемых и обыкновенной гадюкой, и восточной степной гадюкой, входят мелкие позвоночные животные. При этом следует отметить большее значение в рационе обыкновенной гадюки мышевидных грызунов. У восточной степной гадюки важной составной частью рациона являются членистоногие, особенно прямокрылые насекомые, практически отсутствующие в составе пищи обыкновенной гадюки.

1.4. Ядопродуктивность

Под разовой индивидуальной ядоотдачей гадюк мы понимаем количество сухого ядовитого секрета, полученное от одной гадюки за одно ядовзятие и выраженное в миллиграммах. На наш взгляд, разовая индивидуальная ядоотдача у гадюк опосредованным образом отражает индивидуальную ядопродуктивность особи, которая, в свою очередь, напрямую зависит от размера ядовитых желез, возраста, размера, физиологического состояния змеи, частоты ядовзятий и кормлений, способа взятия яда (электростимуляция, механическое массирование желез) и др. Опыт показывает, что не всегда весь запас ядовитого секрета в железах можно получить за одно ядовзятие. При ядоотборе огромное значение приобретает весьма субъективный фактор – умение и опыт исследователя, занимающегося отбором ядовитого секрета у змей (Маленёв и др., 2015).

Производство яда в железах обыкновенной гадюки значительно усиливается после укуса. Существуют различные гормоны стресса, такие как норадреналин и другие, которые высвобождаются во время охоты, стимулируя активность ядовитой железы (Golubkow, Lezniew, 1999, цит. по: Nilson u.a., 2005). Естественный укус или искусственное получение яда стимулирует у гадюковых деятельность железы, достигающей своего максимума через 7–8 дней после выделения яда (Орлов и др., 1990).

В двух железах взрослой обыкновенной гадюки содержится около 10 сантиграммов яда (Calmette, 1908), т.е. 0,1 г. По другим данным, змеи этого вида, в зависимости от размера, могут хранить в железах до 25–35 мг яда (Engelmann, Obst, 1981, цит. по: Nilson u.a., 2005). В процессе роста змеи увеличиваются ее ядовитые железы и количество продуцируемого ими секрета. На примере среднеазиатской кобры *Naja oxiana* и коричневой бойги *Boiga irregularis* (Макеев, 1969; Mackessy et al., 2006) показано, что связь между разовым индивидуальным выходом яда и длиной тела змеи относится к тесной положительной корреляции.

Обратимся к результатам экспериментального ядовзятия у обыкновенных гадюк из Тольяттинского серпентария. Для эксперимента взяли 46 особей, условия содержания и эксплуатации которых были в серпентарии идентичными. В первую группу вошли мелкие гадюки размером от 40,0 до 49,5 см ($n=12$), во вторую – средние – от 50,0 до 59,5 см ($n=24$), в третью – крупные от 60,0 до 69,5 см ($n=10$). Средний выход сухого яда за одно взятие в первой группе составил 0,7 мг, во второй – 1,6 мг, в третьей – 6,3 мг. От экземпляров с размерами более 70 см удавалось получить за одно взятие по 12–17 мг сухого яда (Бакиев и др., 1995а).

Небольшое количество крупных особей, при практикующихся методах содержания обыкновенной гадюки, дает в серпентарии столько же яда, сколько многочисленное поголовье мелких экземпляров. В первые годы работы Московским серпентарием заготавливались гадюки длиной от 45 см и более. Затем стали отлавливать гадюк все большего размера: в 1974 г. – от 48 см, в 1975 г. – от 51 см, в 1976 г. – от 54 см (Рагозин и др., 1978). Согласно требованиям технических условий (Яды змеиные..., 1977), ядовитый секрет должен браться у обыкновенных гадюк размером не менее 50 см. Такие размеры имеют не только половозрелые гадюки обоих полов, но и неполовозрелые самки. Половая зрелость наступает у самцов при общей длине тела около 45 см, а у самок при 53–54 см (Чан Кьен, 1967; Банников и др., 1977). Поэтому ряд авторов (Бакиев и др., 1995а; Бакиев, Маленёв, 1999)

предлагали увеличить минимальный размер заготавливаемых для производственной эксплуатации гадюк до 55–60 см, чтобы самки в естественных условиях успели принести потомство.

Однако продуктивность особи за весь период эксплуатации определяется не только средней массой индивидуальных разовых ядоотдач, но и их количеством, которое, в свою очередь, обусловлено продолжительностью жизни эксплуатируемого животного в серпентарии. Литературные данные о зависимости этой продолжительности от размеров заготавливаемых для серпентариев змей весьма противоречивы. Так, одни исследователи (Богданов, Шарифов, 1979) указывают на то, что при эксплуатации крупные гюрзы живут в среднем дольше, чем мелкие. Другие же авторы (Раджабов, Ядгаров, 1991), наоборот, отмечают первоочередную гибель крупных гюрз. Наблюдения за обыкновенными гадюками в Тольяттинском серпентарии не выявили статистически значимых различий в продолжительности жизни разноразмерных змей (Бакиев и др., 1995а).

В Московском серпентарии за 6 лет были отработаны методы рационального использования обыкновенных гадюк, позволившие увеличить среднюю продолжительность их жизни более чем в два раза, выход яда на одну змею почти в два с половиной раза, или до 20 мг в месяц (Рагозин и др., 1978). А.Г. Бакиев и соавторы (1995б) отмечали, что среднегодовая ядоотдача у обыкновенной гадюки в условиях Тольяттинского серпентария в 20–30 раз ниже, чем у среднеазиатской гюрзы, которая дает в среднем за год по 2–3 г сухого яда. А.Л. Маленёв и соавторы (2000) содержали в серпентарии гадюк темной и светлой форм, отловленных в различных административных областях РФ: Самарской и Пензенской – темная форма, Нижегородской – светлая форма. Эксперименты по определению ядопродуктивности показали, что выход яда у гадюк из разных пунктов ареала различен – у гадюк темной формы он выше. Авторы измерили суммарное количество ядовитого секрета за год и рассчитали индивидуальную ядоотдачу змеи за одно ядовзятие (таблица 2). Средняя

разовая ядоотдача «самарских» гадюк в 1,5 раза превышает ядоотдачу «пензенских» и примерно в 2 раза выше, чем таковая у «нижегородских» гадюк. Основным фактором, определяющим ядопродуктивность, по мнению авторов, в данном случае являются размеры змей. Самыми ядопродуктивными являются самые крупные экземпляры из Самарской области. От наиболее крупных из этих змей удалось получить за одно ядовзятие до 17,4 мг сухого ядовитого секрета (Маленёв и др., 2000).

Таблица 2

Индивидуальная ядоотдача обыкновенных гадюк из разных пунктов ареала (представлены данные за май – ноябрь 1993 г.)

(из: Маленёв и др., 2000, с. 336)

Место отлова (административная область РФ)	Количество ядовзятий	Сухой яд, мг	
		Общее кол-во	Средняя инд. ядоотдача
Самарская	183	1210	6,6
Пензенская	47	207	4,4
Нижегородская	186	596	3,2

Данных о ядопродуктивности восточной степной гадюки в доступных источниках информации найти не удалось.

1.5. Токсичность ядовитого секрета

По данным А. Кальметта (Calmette, 1908), минимальная доза яда обыкновенной гадюки, вызывающая в течение 24 часов смерть морской свинки массой от 600 до 700 г, составляет 0,04 г.

В технических условиях «Яды змеиные сухие» сообщается, что среднесмертельная доза LD_{50} , установленная в течение 48 часов после подкожного введения на белых мышках-самцах массой 18–20 г методом

Беренса, у яда обыкновенной гадюки, должна составлять 2,0–2,67 мг/кг, а у яда степной гадюки 6,43–8,5 мг/кг. Во временных фармакопейных статьях «Яд гадюки...» (1998а, б) указывается, что при подкожном введении яда белым мышам-самцам массой 19–21 г значение ЛД₅₀, установленное методом пробит-анализа, в течение 24 часов после инъекции, должно быть не более 3,5 мг/кг для гадюки обыкновенной и не более 7,5 мг/кг для гадюки степной.

При внутрибрюшинном введении яда обыкновенной гадюки мышам ЛД₅₀ составила 0,80 мг/кг (Russel, Paffer, 1970, цит. по: Гелашвили и др., 2015) и 0,86 мг/кг (Calderón et al., 1993), при подкожном – 1,00 мг/кг (Schöttler, 1951). Значения ЛД₅₀ ядов двух подвидов обыкновенной гадюки – *Vipera berus berus* и *V. b. nikolskii* – при внутривенной инъекции мышам составили 0,72 мг/кг и 0,83 мг/кг соответственно (Malina, 2015).

Д.Б. Гелашвили и соавторы (1995) приводят результаты определения острой токсичности четырех образцов яда обыкновенной гадюки из Тольяттинского серпентария при внутрибрюшинном введении мышам-самцам линии СВА (таблица 3). При этом для образца № 1 приводятся не только значение среднесмертельной дозы DL₅₀ и доверительного интервала при 5%-ном уровне значимости, но также DL₁₆ и DL₈₄. Поясняется, что вычисление этих параметров осуществляли методом пробит-анализа, а токсичность образцов 2–4 определена методом «одной точки» по Ван дер Вердену.

Таблица 3

Острая токсичность яда обыкновенной гадюки при внутрибрюшинном введении мышам-самцам линии СВА (по: Гелашвили и др., 1995)

№	DL ₅₀ , мг/кг	DL ₁₆ , мг/кг	DL ₈₄ , мг/кг
1	2,89 (2,41–3,39)	2,21	3,57
2	1,00 (0,52–1,98)	–	–
3	1,67 (1,19–2,15)	–	–
4	2,33 (1,86–2,18)	–	–

Ранее А.Л. Маленёв и соавторы (2007) опубликовали результаты определения среднесмертельных доз ЛД₅₀ образцов яда обыкновенной гадюки, собранных в разных пунктах ареала. В этой работе анализировали объединенные образцы ядовитого секрета при подкожном введении раствора яда белым лабораторным мышам. Результаты представлены в таблице 4 и ранжированы сверху вниз по мере снижения токсичности (увеличения абсолютных значений ЛД₅₀) образцов яда.

Таблица 4

ЛД₅₀ образцов яда обыкновенных гадюк из различных пунктов ареала при подкожном введении мышам (по: Маленёв и др., 2007)

Места сбора образцов	ЛД ₅₀ ±S _{ЛД50} , мкг/г
Граница Пензенской и Саратовской областей	2,9±0,52
Республика Мордовия	3,0±0,67
Харьковская область	3,0±0,60
Нижегородская область	3,2±0,36
Пермский край	3,2±0,72
Саратовская область	3,6±0,51
Республика Татарстан	3,6±0,66
Ульяновская область	3,9±0,65
Самарская область	4,0±0,52
Пензенская область	4,1±0,73
Республика Чувашия	4,7±1,09

Как видно из представленных данных, различия в значениях ЛД₅₀ укладываются перекрываются стандартными ошибками показателя. Даже если сравнить крайние значения ЛД₅₀ (минимальное значение 2,9±0,52 мг/кг с максимальным 4,7±1,09 мг/кг), то на 5%-ном уровне значимости различия оказываются недостоверными. Таким образом, приведенные данные свидетельствуют об отсутствии каких-либо статистически значимых

межпопуляционных различий в токсичности яда обыкновенной гадюки. Отметим, что образцы ядовитого секрета гадюк из Нижегородской, Пермской, Ульяновской, Самарской областей, Республик Чувашия, Мордовия и Татарстан были собраны от гадюк номинативного подвида *V. b. berus*, а образцы яда из Харьковской, Саратовской, Пензенской областей и участка на границе Пензенской и Саратовской областей были получены от гадюк с превалирующими морфологическими признаками гадюки Никольского *V. b. nikolskii*. При сравнении значений ЛД₅₀ ядовитого секрета у этих подвидов гадюк статистически значимых подвидовых различий в токсичности также не было обнаружено. Но следует напомнить, что в этих экспериментах авторы использовали подкожное введение яда лабораторным мышам.

Я.Д. Давлятов (1981), изучавший свойства ядовитого секрета змей Средней Азии и обыкновенной гадюки, упоминает о существовании межпопуляционных отличий в токсичности ядов обыкновенных гадюк из Харькова и из Бреста и Пскова. Позже этот автор (Давлятов, 1985) отмечает, что у обыкновенной и степной гадюк межпопуляционные различия в токсичности яда выражены значительно слабее, чем у гюрзы и кобры.

А.Е. Хомутов (1995), изучая термоадаптивные свойства яда обыкновенной гадюки, вводил крысам внутрибрюшинно яд в дозах 0,5 мг/кг, 1,0 мг/кг, 2,0 мг/кг, 4,0 мг/кг и 8,0 мг/кг. Автор пишет, что максимальная продолжительность жизни экспериментальных животных в термокамере отмечалась при введении яда гадюки 0,4 ЛД₅₀. Судя по приведенным цифрам, 0,4 ЛД₅₀ соответствует 2,0 мг/кг. Следовательно, ЛД₅₀ яда обыкновенной гадюки для крыс при внутрибрюшинном введении составляет 5,0 мг/кг.

А.Л. Маленёвым и соавторами (2013, 2015) были проведены эксперименты по токсикометрии на амфибиях (сеголетки озерной лягушки *Pelophylax ridibundus*, отловленные в Красноярском районе Астраханской области, в пойме р. Ахтуба, в окрестностях ст. Досанг).

Инъекции яда проводили внутрибрюшинно, в правую нижнюю четверть брюшной поверхности лягушки. Результаты определения ЛД₅₀ яда обыкновенной гадюки для сеголетков озерной лягушки представлены в таблице 5.

Значения ЛД₅₀ всех исследованных образцов яда *V. berus* 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 *V. b. nikolskii* (гадюка 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 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 авторы не смогли 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 лишь для молодых змей, а в рационе гадюк номинативного подвида земноводные составляют в некоторых северных регионах Волжского бассейна и сопредельных территорий значительную часть.

Таблица 5

ЛД₅₀ (мкг/г) яда обыкновенной гадюки для сеголетков озерной лягушки при внутрибрюшинной инъекции (из: Маленев и др., 2015, с. 168)

Преобладающие признаки подвида	Место отлова	Цвет яда	ЛД ₅₀ ±S _{ЛД50} , мкг/г
<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

Впрочем, гадюке, вероятно, необязательно убивать ядом лягушку перед заглатыванием. Например, ужи заглатывают лягушек живьем, по-видимому, проглоченная живая лягушка не способна повредить желудочно-кишечный тракт змеи, и ее предварительное умерщвление ядом необязательно. Поэтому различиям в токсичности яда гадюк для лягушек не следует придавать большого значения.

Значения ЛД₅₀ яда гадюк с преобладанием признаков *V. b. berus* из разных географических районов Волжского бассейна различаются между собой: наименее токсичный для лягушек яд был отмечен 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 (рисунок 3) авторы выделили 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. Образцы яда гадюк из северо-западных (Московская, Новгородская и Нижегородская области) и северо-восточных регионов (Пермский край) Волжского бассейна. У встречающихся здесь гадюк преобладают признаки номинативного подвида *V. b. berus*, а ядовитый секрет для лягушек более токсичен по сравнению с ядом гадюк из Среднего Поволжья.

В таблице 5 отмечен также цвет ядовитого секрета гадюк из исследованных популяций. У гадюк номинативного подвида всегда отмечается яд ярко-желтого цвета, тогда как у гадюк Никольского в зоне

интерградации подвидов встречается и бесцветный, и яд слабой желтой окраски («желтоватый») (Бакиев и др., 2009; Зайцева, 2011). Сравнение значений ЛД₅₀ бесцветного и желтого 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 (Маленёв и др., 2010). Несмотря на значительные различия в активности оксидазы L-аминокислот яда у особей в этой популяции, токсичность их яда для сеголеток лягушек одинакова.

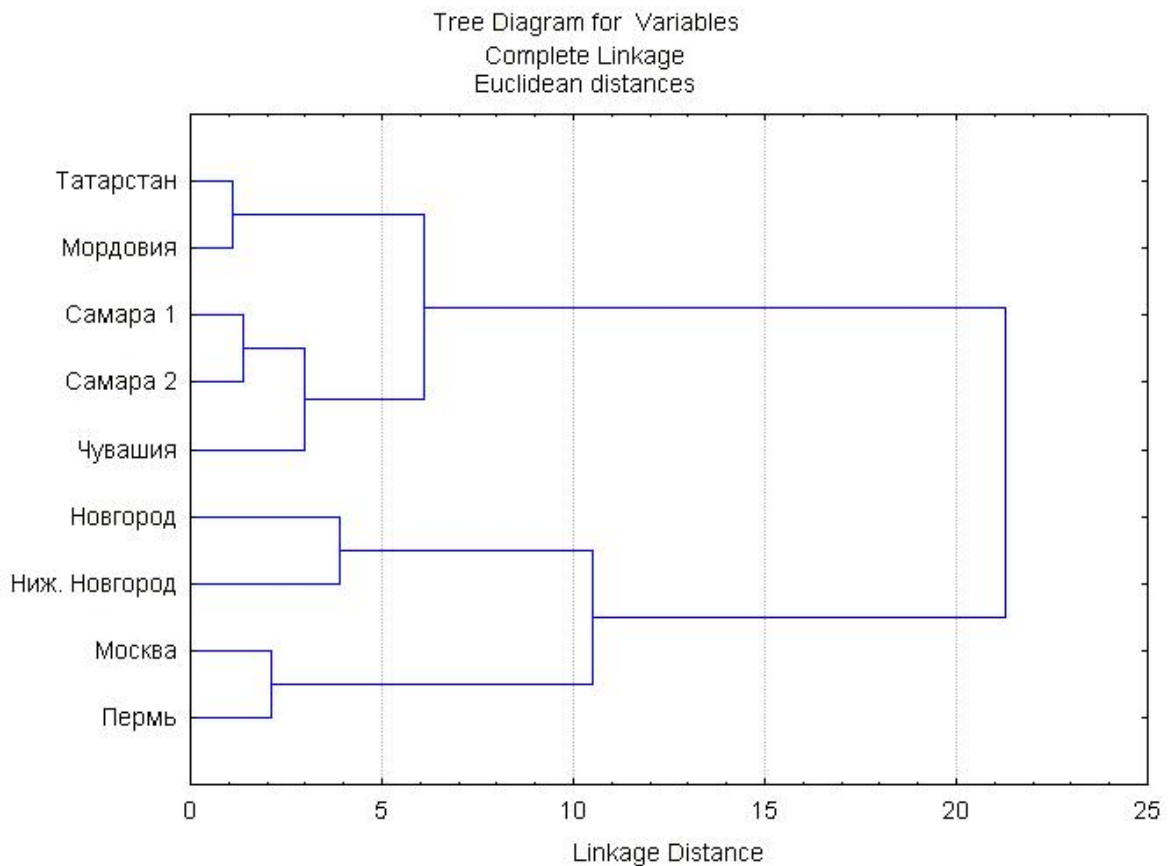


Рисунок 3. Дендрограмма сходства значений ЛД₅₀ яда *V. b. berus* в разных точках ареала (из: Маленев и др., 2015, с. 169)

Также было отмечено отсутствие различий в токсичности яда разного цвета гадюк из Саратовской области по отношению к указанным

земноводным – ЛД₅₀ желтоокрашенных и бесцветных образцов ядовитого секрета 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 скорее соответствует яду гадюки Никольского, чем яду гадюк номинативного подвида из других районов Волжского бассейна (Маленёв и др., 2013, 2015).

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 также свойствами самого ядовитого секрета, а именно – наличием в яде *V. b. nikolskii* двух гетеродимерных фосфолипаз А₂, которые отсутствуют в яде *V. b. berus* (Ramazanova et al., 2008). Исследование биологической активности этих фосфолипаз А₂ показало наличие у них нейротоксической активности – на нервно-мышечную передачу у лягушки эти белки оказывают действие, типичное для пресинаптических нейротоксичных фосфолипаз А₂ (Рамазанова, 2011). Скорее всего, за счет этих активных фосфолипаз яд гадюки Никольского обладает и нейротоксическим эффектом, усиливающим действие ядовитого секрета на позвоночных. Наличие в яде гадюки Никольского этих специфичных белковых компонентов может обуславливать более высокую (по сравнению с *V. b. berus*) токсичность яда *V. b. nikolskii* для позвоночных животных – как для лягушек, так и для мышей.

Кроме того, ранее было отмечено, что пептидный состав яда подвидов *V. b. nikolskii* и *V. b. berus* несколько отличается (Зайцева, 2009, 2011): в

ядовитом секрете гадюки Никольского присутствуют низкомолекулярные пептиды массой 13-14 кДа, по молекулярной массе совпадающие с массой обнаруженных фосфолипаз.

В публикации Р.А. Горелова и соавторов (2016) приведены результаты исследования токсичности ядовитого секрета гадюк восточной степной *Vipera renardi* и обыкновенной *V. berus* для двух видов ящериц – разноцветной ящурки *Eremias arguta* и прыткой ящерицы *Lacerta agilis*. Значения среднесмертельных доз образцов ядов при внутрибрюшинном введении составляют: ЛД₅₀ яда гадюки Ренара для разноцветных ящурок определена как 12,1±2,85 мкг/г, для прыткой ящерицы – 261,0±44,40 мкг/г. ЛД₅₀ яда обыкновенной гадюки составляет 69,7±16,15 мкг/г для разноцветной ящурки, а для прыткой ящерицы – 502,9±76,38 мкг/г. Межвидовые различия в токсичности ядов *V. renardi* и *V. berus* на обоих видах ящериц являются статистически значимыми: яд степной гадюки *V. renardi* для них более токсичен.

В.Г. Старков и соавторы в своей работе (Starkov et al., 2007) исследовали токсичность ядовитого секрета нескольких видов гадюк подрода *Pelias*, в рационе которых в той или иной степени присутствовали прямокрылые насекомые. На банановых сверчках *Gryllus assimilis* авторы установили прямую связь значения ЛД₅₀ яда с энтомофагией – оказалось, что чем выше процент насекомых в рационе данного вида гадюк, тем токсичнее для них ядовитый секрет.

Значения ЛД₅₀ (мкг/г) ядов четырех подвидов гадюк, которым в настоящей диссертации уделяется особое внимание, полученные В.Г. Старковым с соавторами (Starkov et al., 2007) и И.В. Ширяевой (2011) на банановых сверчках, приведены в таблице 6. Результаты токсикометрических экспериментов на сверчках убедительно демонстрируют связь токсичности яда гадюк с энтомофагией: яд восточной степной гадюки, потребляющей прямокрылых насекомых, оказался для них более токсичным, чем яд обыкновенной гадюки, в рационе которых насекомые отсутствуют. Эти

результаты не противоречат представлениям о том, что свойства ядовитого секрета гадюк в процессе эволюции формировались в направлении наиболее эффективного умерщвления конкретного вида добычи.

Таблица 6

**Значения ЛД₅₀ (мкг/г) ядов гадюк для банановых сверчков,
полученные разными авторами**

Подвид гадюк	Литературные источники	
	Starkov et al., 2007	Ширяева, 2011
<i>V. r. renardi</i>	19,3	21,1±3,28
<i>V. r. bashrirovi</i>	–	54,4±4,37
<i>V. b. berus</i>	81,9	128,5±11,78
<i>V. b. nikolskii</i>	84,8	–

Тем не менее, из приведенных выше многочисленных цифр с комментариями, не складывается очевидная картина изменчивости токсичности ядов двух видов гадюк и ее связь с их пищевыми предпочтениями. Однако становится понятным, что для мышей более токсичен яд обыкновенной гадюки, а для сверчков – восточной степной гадюки.

Все приведенные в литературном обзоре цифры о токсичности, по-видимому, относятся к сухому яду. Работая с сухими змеиными ядами, следует помнить, что при высушивании ядовитый секрет может изменять некоторые свойства. Так, А.М. Захаров (1977) выяснил, что у гадюковых ядовитая железа имеет два отдела и один выводной проток. Секрет заднего отдела состоит из токсических элементов двух типов: нейротоксинов и гемотоксинов. Гиалуронидаза, содержащаяся в секрете переднего отдела, является своего рода проводником нейротоксинов через гематоэнцефалический барьер. При высушивании яд гадюк теряет гиалуронидазную активность, а с ней и нейротоксический эффект, поскольку

нейротоксины не проходят сквозь гематоэнцефалический барьер. Поэтому сухой яд гадюк оказывает на мышью гемотоксическое действие, а нативный – и нейротоксическое, и гемотоксическое. При змеином укусе смерть мыши наступает гораздо быстрее, чем при введении дозы высушенного яда гадюки, заведомо превышающей соответствующее количество в нативном яде одного ее укуса (Захаров, 1977). При этом надо отметить, что протеолитическая активность яда обыкновенной гадюки не изменяется при его высушивании в стандартных условиях и не снижается в течение полугодового хранения (Маленёв и др., 2006а).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Образцы ядовитого секрета

Отлов гадюк для получения ядовитого секрета проводили в 2010–2017 гг. в 16 пунктах Астраханской, Волгоградской, Самарской, Саратовской и Ульяновской областей, Мордовии, Татарстана и Пермского края. Образцы яда еще из 8 пунктов любезно предоставлены коллегами (рисунки 4 и 5). Отловленных в природе гадюк доставляли в лабораторию, где после 5–10 дней содержания в террариумных условиях у них отбирали ядовитый секрет.

При исследовании сезонной динамики ядоотдачи отлов гадюк из одного локалитета проводили несколько раз в течение сезона активности. Обыкновенных гадюк отлавливали в Красноглинском районе г. Самара пять раз в течение сезона активности (2014 г.): 23 апреля, 22–28 мая, 20–22 июня, 22–25 июля и 9–14 сентября; восточных степных гадюк – в Хвалынском районе Саратовской области – три раза за сезон (2015 г.): 2–9 мая, 12–17 июня и 21–22 августа.

При определении зависимости выхода яда от температуры окружающей среды в месте отлова обыкновенных гадюк был установлен термогигрохронометр 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. С его помощью удалось получить данные о температурной динамике в местообитании с 15 апреля по 11 октября 2014 г.



Рисунок 4. Места отлова обыкновенных гадюк *Vipera berus*:

V. b. berus – 1) Новгородская обл., Боровичский р-н, 2) Московская обл., Раменский р-н, 3) Нижегородская обл., Тоншаевский р-н, 4) Пермский край, Чердынский р-н, 5) Мордовия, Темниковский р-н, 6) Татарстан, Рыбно-Слободский р-н, 7) г. Самара, 8) Самарская обл., Сергиевский р-н, 9) Саратовская обл., Хвалынский р-н, 10) Саратовская обл., Базарно-Карабулакский р-н;

V. b. nikolskii – 11) Липецкая обл., Добровский р-н, 12) Пензенская обл., Пензенский р-н, 13) Саратовская обл., Аткарский р-н

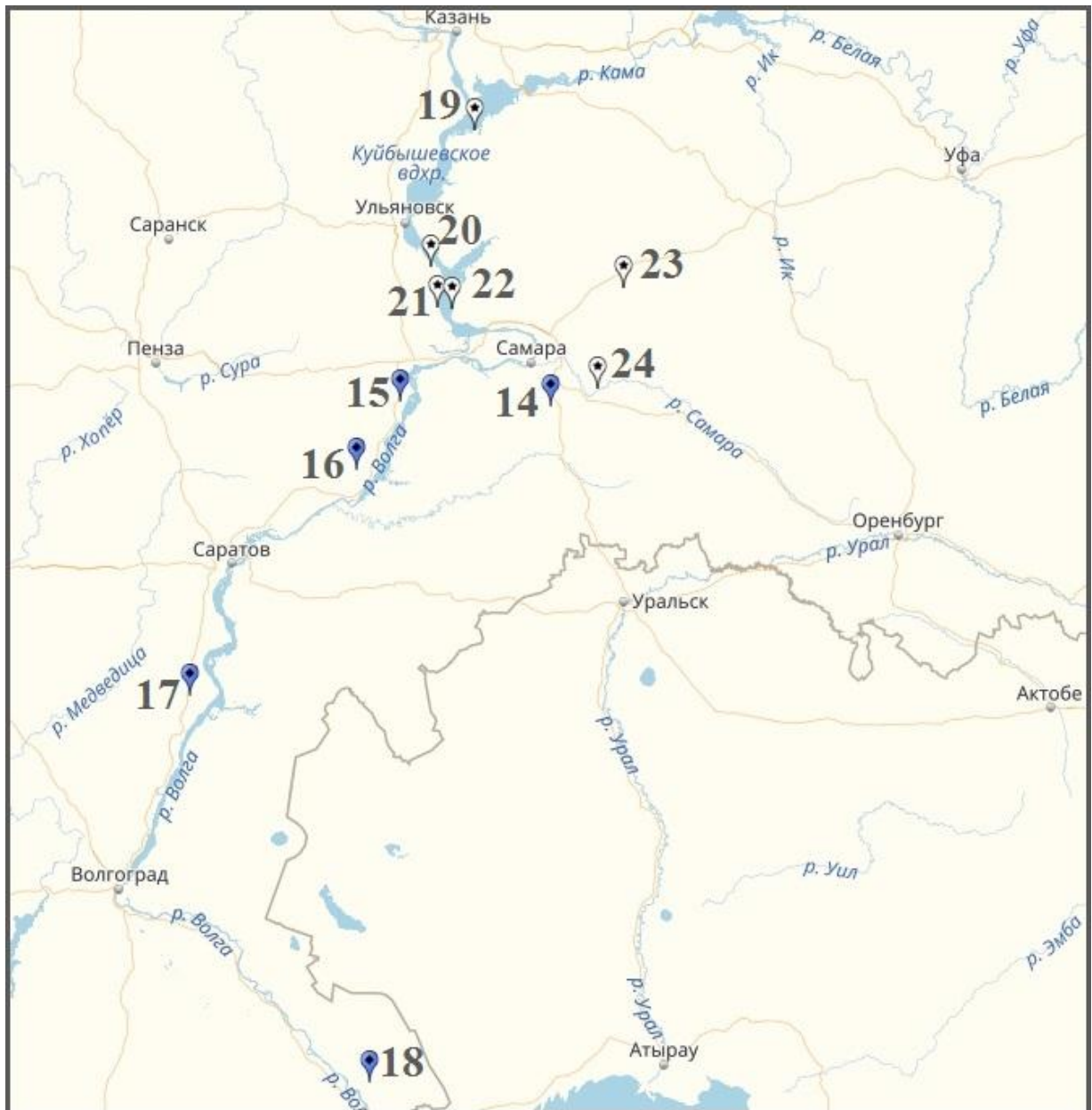
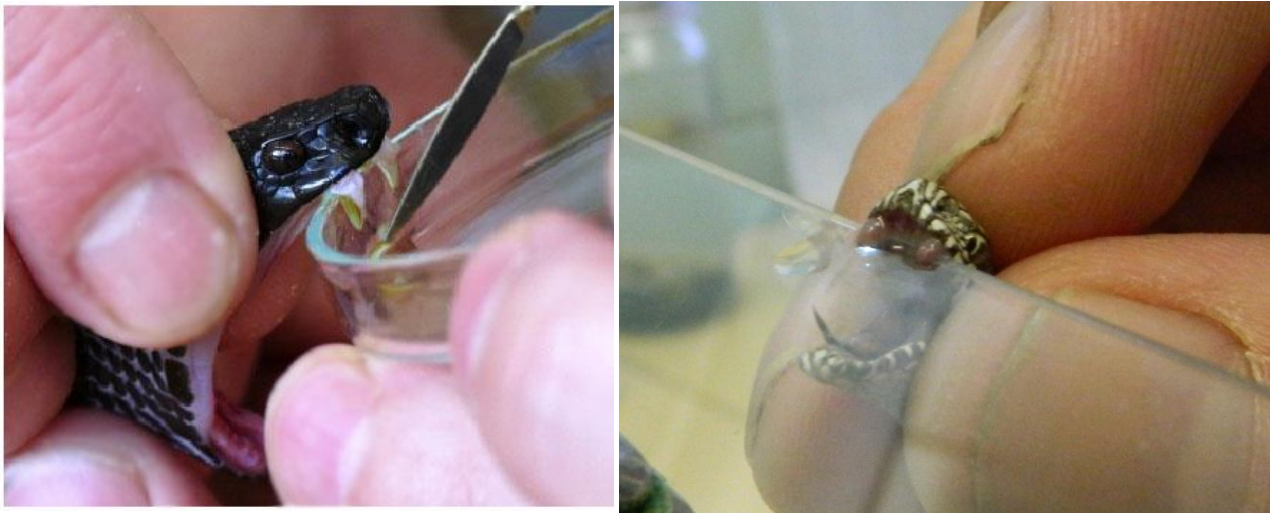


Рисунок 5. Места отлова восточных степных гадюк *Vipera renardi*:

V. r. renardi – 14) Самарская обл., Волжский р-н, 15) Ульяновская обл., Радищевский р-н, 16) Саратовская обл., Хвалынский р-н, 17) Волгоградская обл., Камышинский р-н, 18) Астраханская обл., Красноярский р-н;

V. r. bashkirovi – 19) Татарстан, Спасский р-н, 20) Ульяновская обл., Сенгилеевский р-н, 21) Самарская обл., Шигонский р-н, 22) Самарская обл., Ставропольский р-н, 23) Самарская обл., Сергиевский р-н, 24) Самарская обл., Кинельский р-н

Яд собирали механическим способом, массируя пальцами ядовитые железы: у взрослых особей – в стеклянные чашки Петри, у новорожденных – на покровное стекло с зашлифованной кромкой (во избежание повреждений ротовой полости) (рисунок 6). Следует пояснить, что новорожденными мы называем гадюк с момента рождения до 10-го дня своей жизни. Новорожденные гадюки, о которых идет речь в настоящей диссертации, представляли собой родившееся в неволе потомство самок, пойманных беременными в природе.



А

Б

Рисунок 6. Процесс ядовзятия: А – у взрослой обыкновенной гадюки, Б – у новорожденной восточной степной гадюки

Полученный ядовитый секрет высушивали не менее 12 суток в эксикаторе над хлористым кальцием и хранили в темноте при температуре +5...+6°C. Яд взрослых гадюк после высушивания взвешивали на лабораторных весах Scout Pro (Ohaus, США) с точностью до 1 мг, новорожденных – на аналитических весах ЛВ-210А (Сартогосм, Россия) с точностью до 0,1 мг.

После отбора яда и морфологических измерений (измерялись длина туловища с головой *L.corp.*, длина хвоста *L.cd.*, масса змеи) гадюк выпускали в места отлова.

2.2. Определение среднесмертельных доз ядов

Для определения токсичности (среднесмертельной дозы ЛД₅₀) ядов гадюк в качестве экспериментальных животных использовали мышей и банановых сверчков (рисунок 7).



А



Б

Рисунок 7. Животные, использовавшиеся для определения токсичности яда гадюк:

А – белые мыши *Mus musculus*, Б – банановые сверчки *Gryllus assimilis*

Белых лабораторных мышей (*Mus musculus*) содержали и разводили в виварии в стандартных клетках для содержания мелких грызунов. Рацион мышей включал зерно, крупы и свежие овощи. В опытах использовали мышей-самцов массой 19–21 г. В ряде случаев использовали мышей-самок той же массы для выявления возможных половых различий в значениях ЛД₅₀.

Банановых сверчков *Gryllus assimilis* разводили в лабораторных условиях и содержали в пластиковых контейнерах 60x40x30 см при температуре 25–27°C. Кормили сверчков молотыми овсяными хлопьями с добавлением свежих овощей и сухого гаммаруса. В токсикометрических экспериментах использовали сверчков на стадии предимаго массой 0,5–0,7 г без разделения по полу.

Стандартная процедура определения среднесмертельной дозы ЛД₅₀ змеиных ядов на животных предполагает инъекции раствора яда в возрастающих дозах группам экспериментальных животных одинаковой массы.

Инъекции растворов яда группам экспериментальных животных одинаковой массы проводили внутрибрюшинно: сверчкам – в правую нижнюю четверть брюшка с дорзальной стороны, мышам – в правую нижнюю четверть брюшной полости с вентральной стороны. Для мышей ядовитый секрет растворяли в физиологическом растворе до нужной концентрации, для сверчков – в дистиллированной воде. Концентрации растворов яда и анализируемые дозы для каждого подвида гадюк приведены в таблице 7.

Таблица 7

Концентрации растворов яда и анализируемые дозы

Подвиды гадюк	Мыши		Сверчки	
	Яд, мг/мл	Дозы, мкг/г	Яд, мг/мл	Дозы, мкг/г
<i>V. b. berus</i>	3,0	0,5; 1,0; 1,5; 2,0; 2,5	5,0	10; 40; 80; 120; 160
<i>V. b. nikolskii</i>	3,0	0,3; 0,6; 0,9; 1,2; 1,5	5,0	10; 50; 100; 150; 200
<i>V. r. renardi</i>	5,0	1,0; 2,0; 3,0; 4,0	2,0	4; 10; 20; 30; 40
<i>V. r. bashkirovi</i>	5,0	1,0; 2,0; 2,5; 3,0; 4,0	3,0	5; 10; 20; 30; 40; 60

При проведении токсикометрических анализов мы старались стандартизовать условия проведения экспериментов: опыты проводили при комнатной температуре 25–26°C, использовали группы животных одинаковой массы и анализировали всю линейку доз раствором яда одной концентрации, увеличивая объем вводимого раствора.

Инъекции растворов яда проводили микрошприцом (1–30 мкл). Наблюдения за экспериментальными животными продолжали в течение 24

часов после инъекции, затем подсчитывали количество погибших и выживших животных.

В токсикометрии мы использовали объединенные образцы яда, т.е. ядовитый секрет, собранный от гадюк одного подвида (8–20 экз.), пойманных в одном месте и в одно время. При больших выборках гадюк яд самцов и самок собирали и анализировали отдельно. Для корректности при сравнении ЛД₅₀ ядов использовали выборки гадюк, отловленных в одно время сезона (как правило, май-июнь).

Силу воздействия яда оценивали по показателю среднесмертельной дозы ЛД₅₀, рассчитанному с использованием статистических моделей «доза-эффект» в трех вариантах (Беленький, 1963; Finney, 1971; Мастицкий, Шитиков, 2013). Все три варианта показали сходные результаты, примеры можно найти в нашей статье (Шитиков и др., 2018).

В диссертации приведены значения ЛД₅₀, полученные при использовании варианта, основанного на стандартной обобщенной модели регрессии с пробит-функцией связи (Мастицкий, Шитиков, 2013):

$$P = \Phi(b_0 + b_1 X), \text{ или } \Phi^{-1}(P) = b_0 + b_1 X,$$

где P – вероятность гибели животных, $\Phi()$ – интегральная функция плотности стандартного нормального распределения $N(\mu, \sigma)$; $b_0 = -\mu / \sigma$; $b_1 = 1 / \sigma$; $\Phi^{-1}(P)$ – обратная функция от Φ , или пробит. Коэффициенты b_0 и b_1 оценивали методом нахождения максимума правдоподобия относительно непосредственно целевого отклика (т.е. вероятности эффекта P) в предположении о биномиальном распределении данных. Ошибку среднесмертельной дозы оценивали дельта-методом:

$$SDLD_{50} = (J^T V J)^{0.5},$$

где J – вектор производных функции регрессии относительно вектора параметров b ; для рассматриваемой модели $J = [1/b_1; X/b_1]$; V – дисперсионно-ковариационная матрица коэффициентов логистической модели.

Доверительные интервалы $ЛД_{50}$ рассчитывали по формуле:

$$СИЛД_{50} = ЛД_{50} \pm t_{\alpha/2, f} SDЛД_{50},$$

где $t_{\alpha/2, f}$ – квантиль t -распределения при $\alpha/2$ и f степенях свободы.

Расчеты $ЛД_{50}$ выполняли с использованием пакета *drc* статистической среды R (Ritz, Streibig, 2005).

ГЛАВА 3. ЯДОУТДАЧА ОБЫКНОВЕННОЙ И ВОСТОЧНОЙ СТЕПНОЙ ГАДЮК

Как уже отмечалось выше, под термином «ядоотдача» мы понимаем количество сухого остатка ядовитого секрета, полученного за одно ядовзятие от одной гадюки, выраженное в миллиграммах. Разовая ядоотдача лишь косвенно отражает ядопродуктивность особи – количество ядовитого секрета, вырабатываемого железами гадюки за единицу времени.

3.1. Межвидовые различия в ядоотдаче

При сравнении ядоотдачи обыкновенной и восточной степной гадюк было обнаружено, что последняя, несмотря на меньшие размеры тела, характеризуется сравнительно более высокой ядоотдачей в пересчете на одну особь. Пример приведен в таблице 8, где сравниваются выборки *Vipera berus* из г. Самара (пункт 7 на рисунке 4, сезон 2014 г.) и *V. renardi* из Хвалынского района Саратовской области (пункт 16 на рисунке 5, сезон 2015 г.).

Таблица 8

Размеры и разовая ядоотдача гадюк двух видов

Вид гадюк	n	<i>L.corp.+L.cd.</i> , мм		t_{ϕ} <i>P</i>	Ядоотдача, мг		t_{ϕ} <i>P</i>
		<i>min-max</i>	$M \pm m$		<i>min-max</i>	$M \pm m$	
<i>Vipera berus</i>	97	397–764	640±6,8	19,47	1,0–24,0	11,1±0,52	3,80
<i>V. renardi</i>	62	287–593	427±8,6	<0,001	1,0–50,0	16,0±1,39	<0,001

Примечание: жирным шрифтом выделены статистически значимые различия.

Соответствие выборок параметрам нормального распределения позволило сравнить выборочные средние с помощью *t*-критерия Стьюдента, выявив межвидовые различия на 0,1%-ном уровне значимости как по

средней длине тела (*L.corp.+L.cd.*), так и и по средней разовой ядоотдаче. Скорее всего, большая в среднем ядоотдача восточных степных гадюк, по сравнению с обыкновенными гадюками, является видовым признаком и определяется относительными размерами ядовитой железы и активностью метаболических процессов.

3.2. Выход яда у самцов и самок гадюк

Наши наблюдения говорят о том, что самки гадюк продуцируют в среднем большее количество ядовитого секрета, чем самцы того же вида. Причиной этого, скорее всего, являются более крупные размеры самок в выборках по сравнению с самцами. Результаты сравнительного анализа ядоотдачи самцов и самок двух видов гадюк с указанием их размеров представлены в таблице 9.

Таблица 9

Размеры и разовая ядоотдача самцов и самок гадюк двух видов

Вид гадюк	Пол гадюк	<i>n</i>	<i>L.corp.+L.cd.</i> , мм		<i>t_φ</i> <i>P</i>	Ядоотдача, мг		<i>t_φ</i> <i>P</i>
			<i>min–max</i>	<i>M±m</i>		<i>min–max</i>	<i>M±m</i>	
<i>Vipera</i>	самцы	47	397–744	612±8,4	4,42	1,0–22,0	8,6±0,64	5,25
<i>berus</i>	самки	50	439–764	667±9,0	<0,001	5,0–24,0	13,4±0,65	<0,001
<i>Vipera</i>	самцы	29	287–518	407±12,0	2,27	1,0–33,0	10,3±1,24	4,29
<i>renardi</i>	самки	33	309–593	445±11,6	<0,05	3,0–50,0	20,9±2,04	<0,001

Примечание: жирным шрифтом выделены статистически значимые различия; выборки гадюк – те же, что в табл. 8.

Как видно из приведенных данных, у обоих видов в выборках самки статистически значимо отличаются от самцов большей длиной тела и, соответственно, более высокой ядоотдачей.

Далее мы сравнили выход яда у самцов и самок внутри одной размерной группы для каждого вида. Для корректности (чтобы исключить возможный фактор сезонной изменчивости ядоотдачи) использовали данные, полученные в мае месяце, из обозначенных выше выборок. Получившиеся выборки (таблица 10) малочисленны и не удовлетворяют критериям нормального распределения, поэтому сравнение средних значений ядоотдачи провели с помощью непараметрического критерия Манна-Уитни.

Таблица 10

Разовая ядоотдача самцов и самок гадюк одинаковых размеров

Вид гадюк	<i>L.corp.+L.cd.</i> , мм	Пол гадюк	<i>n</i>	Ядоотдача, мг		<i>U</i> <i>P</i>
				<i>min-max</i>	<i>M±m</i>	
<i>Vipera berus</i>	600–700	самцы	6	7,0–18,0	11,3±1,54	16,5 0,1015
		самки	11	8,0–20,0	15,2±1,28	
<i>Vipera renardi</i>	400–600	самцы	4	18,0–31,0	25,3±3,38	5,0 0,1762
		самки	6	24,0–48,0	34,7±3,57	

Примечание: *Vipera berus* – обыкновенные гадюки из г. Самара (май 2014 г.), *Vipera renardi* – восточные степные гадюки из Хвалынского района Саратовской области (май 2015 г.).

Половые различия в ядоотдаче обыкновенной и восточной степной гадюк статистически незначимы при $\alpha=0,05$, т.е. у каждого из двух видов не выявлены достоверные различия в выходе яда у самцов и самок одинаковых размеров, пойманных в одно и то же время, в одном и том же местообитании.

Аналогичные результаты ранее были получены на 10 видах ядовитых змей из Ирана (Latifi, 1983), включая представителей рода *Vipera* – *V. lebetina*, *V. xanthina*, *V. latifi*. По-видимому, самцы и самки отдельно взятого вида гадюковых змей из одной размерной группы при сходных условиях продуцируют приблизительно одинаковое количество ядовитого секрета.

3.3. Зависимость ядоотдачи от линейных размеров тела

Для исследуемых двух видов гадюк характер зависимости выхода яда от линейных размеров особей представлен на рисунке 8. Эти кривые имеют сходный характер и близки к правой ветви кубической параболы.

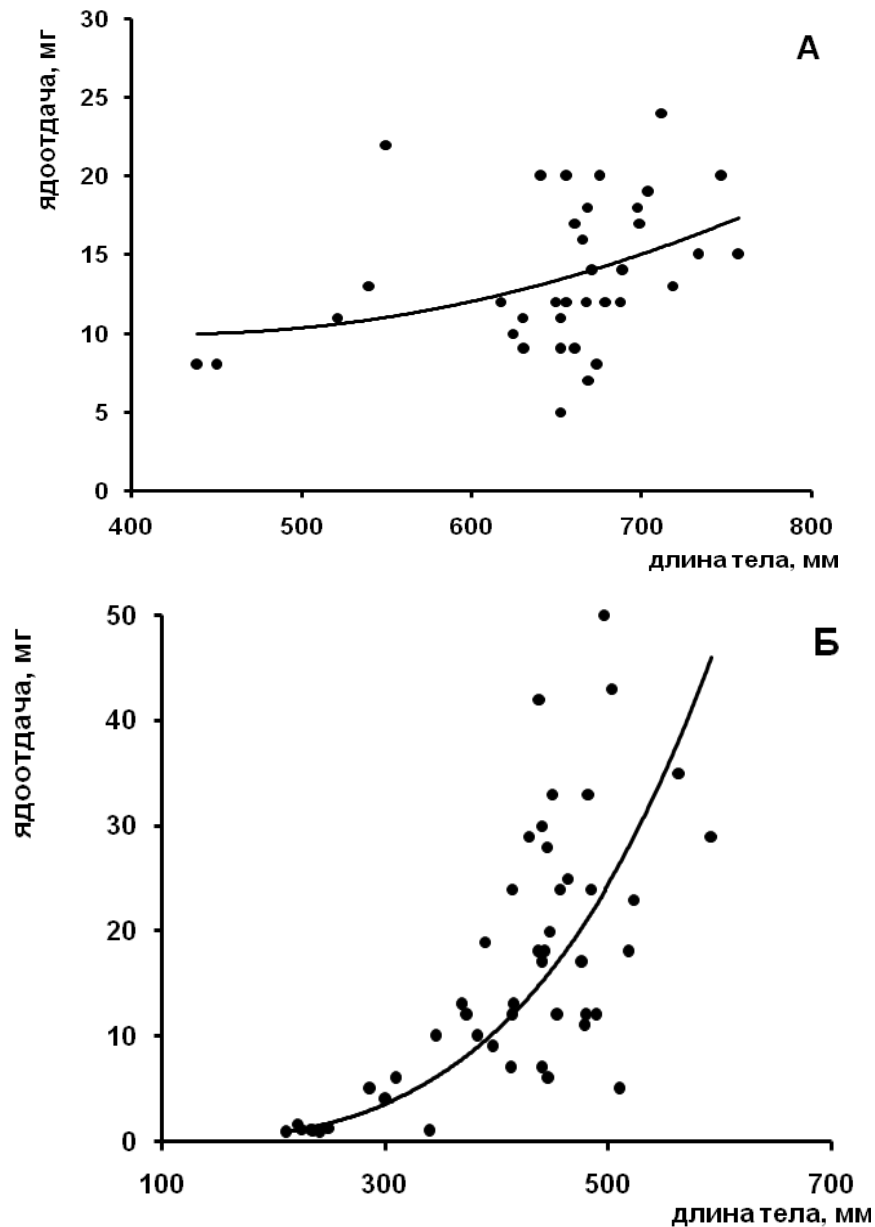


Рисунок 8. Зависимость разовой индивидуальной ядоотдачи от размеров тела гадюк: А – *Vipera berus* (г. Самара, май и июнь 2014 г.), Б – *Vipera renardi* (Хвалынский район Саратовской области, май и июнь 2015 г.)

Менее наглядно такая зависимость выражена у обыкновенной гадюки (рисунок 8А), поскольку выборка этого вида представлена в основном крупными особями. Судя по выборке восточной степной гадюки, в которой репрезентативно представлены змеи всех размеров, ядоотдача приблизительно пропорциональна линейным размерам тела гадюки в третьей степени, что может быть связано с пропорциональным увеличением размеров тела и размеров ядовитых желез по мере роста гадюки. Как известно, если форма тела не меняется, то объем пропорционален кубу линейного размера, т.е. когда объект подвергается пропорциональному увеличению размеров, его новый объем будет пропорционален кубу множителя. Аналогичная зависимость, близкая к кубической, получена американскими учеными (Mackessy et al., 2006) на коричневой бойге *Boiga irregularis* из семейства ужеобразных Colubridae, что свидетельствует в пользу универсального характера зависимости ядоотдачи от линейных размеров змей.

3.4. Зависимость выхода яда от массы тела

Результаты наших исследований показали, что ядоотдача и масса тела гадюк двух видов связаны зависимостью, близкой к линейной – чем больше масса тела змей, тем выше их ядоотдача (рисунок 9). Следует пояснить, что для уменьшения возможного изменения ядоотдачи по месяцам сезона, на рисунках 8 и 9 приведены данные из «майских» и «июньских» выборок 2014 и 2015 гг. В выборке обыкновенных гадюк присутствовали в основном только особи со средней и высокой массой. Наличие в выборке восточных степных гадюк особей с малой и средней массами позволило получить картину зависимости ядоотдачи от массы змей, близкую к прямой пропорциональной. Аппроксимируя полученные данные, можно предположить, что у змей обоих видов ядоотдача растет примерно в прямой пропорции с увеличением их массы от малой до средней, а при высокой массе несколько отстает от такой зависимости.

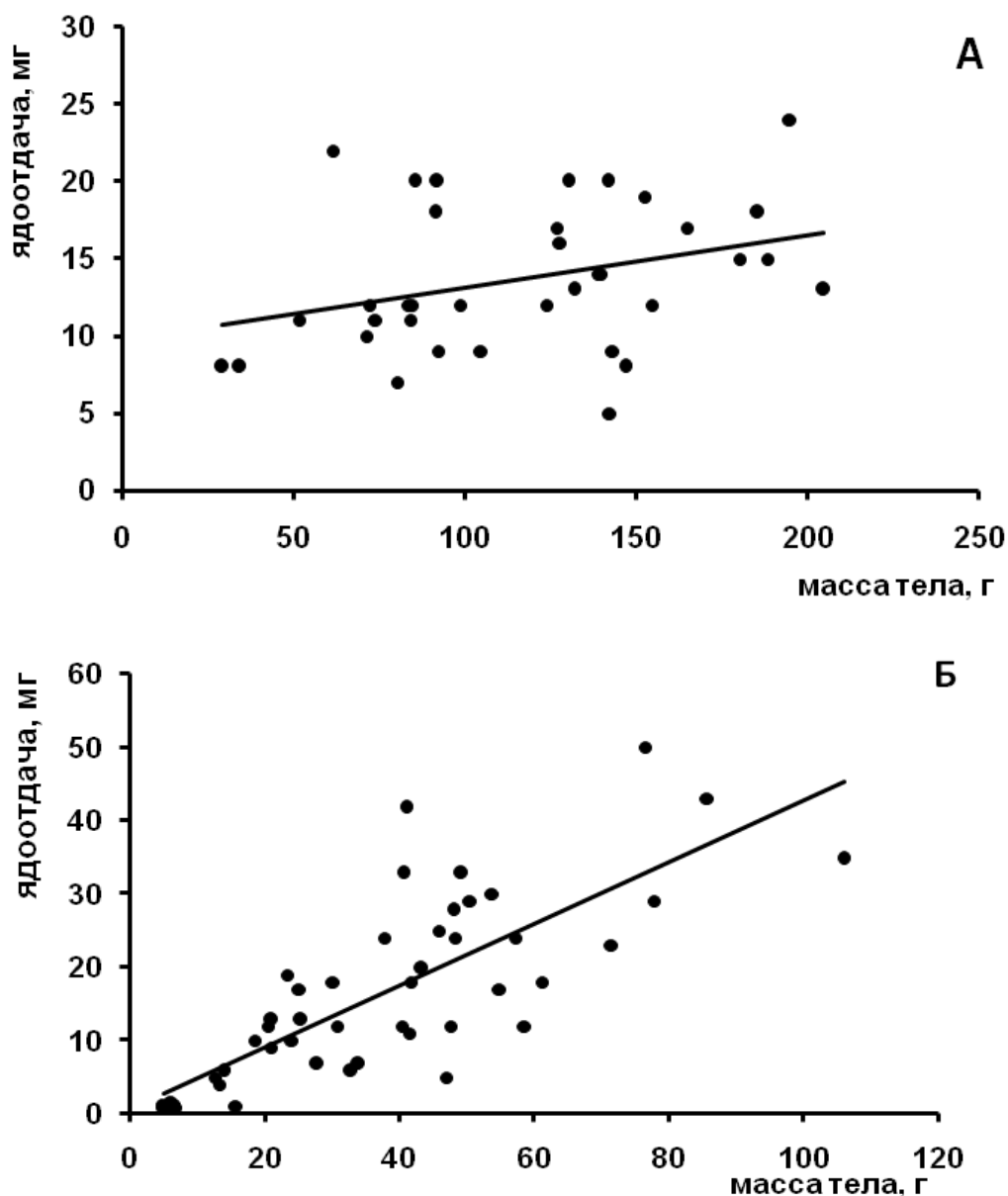


Рисунок 9. Зависимость разовой индивидуальной ядоотдачи от массы гадюк: А – *Vipera berus* (г. Самара, май и июнь 2014 г.), Б – *Vipera renardi* (Хвалынский район Саратовской области, май и июнь 2015 г.)

Таким образом, наши результаты лишней раз подтверждают положение о том, что более крупные особи (по массе и размерам тела) продуцируют большее количество ядовитого секрета. Эти результаты могут использоваться для обоснования экономической целесообразности увеличения размера змей, отлавливаемых и эксплуатируемых в промышленных целях, на что уже обращалось внимание (Яды змеиные...,

1977; Рагозин и др., 1978; Бакиев и др., 1995а). Понятно, что увеличение размера отлавливаемых в природе змей позволяет повысить индивидуальную ядоотдачу эксплуатируемых животных: экономически целесообразнее содержать небольшое количество крупных экземпляров, чем большое поголовье мелких особей. При этом увеличение размера отлавливаемых в природе змей позволяет не только повысить индивидуальную ядопродуктивность эксплуатируемых животных, но и снизить нагрузку на облавливаемые популяции (Бакиев, Маленёв, 1999; Маленев и др., 2000).

3.5. Динамика ядоотдачи в течение сезона активности

Для выявления сезонных особенностей ядоотдачи мы отлавливали гадюк несколько раз в течение сезона активности в одном и том же местообитании, отбирали ядовитый секрет и сразу выпускали гадюк в места отлова, чтобы восстановление яда происходило в естественных условиях. При этом для каждой особи отмечали количество ядовитого секрета после высушивания. Обыкновенных гадюк отлавливали в Красноглинском районе г. Самара в 2014 г. пять раз в течение сезона активности. Всего за сезон отловлено 88 взрослых особей – 40 самцов и 48 самок. Результаты средней ядоотдачи на одну змею (количество сухого яда в мг) в разные месяцы отдельно у самцов и самок представлены в таблице 11 и на рисунке 10А.

Для нормирования выхода яда на единицу массы использовали предложенный нами (Маленёв и др., 2016) «индекс ядоотдачи», который представляет собой частное от деления массы сухого яда, полученного от змеи, на массу тела последней (и для удобства восприятия умноженное на 10 000) – рисунок 10Б.

На рисунке 10А видно, что наибольший выход ядовитого секрета (приведены средние и их ошибки) наблюдается в летние месяцы, в апреле и сентябре он значительно ниже. Индекс ядоотдачи имеет максимальные значения в мае и июне (рисунок 10Б). Отмеченный тренд 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 в сентябре. В конце мая, когда закончился период спаривания, самцы и самки интенсивно питаются, восполняя зимние потери массы, и ядоотдача гадюк в летние месяцы наблюдается на максимально высоком уровне. С июля по сентябрь ядоотдача гадюк опять снижается.

Таблица 11

**Разовая ядоотдача взрослых обыкновенных гадюк из г. Самара
в разные месяцы сезона активности 2014 г.**

Месяц	Пол	<i>n</i>	Ядоотдача, мг	
			<i>min-max</i>	<i>M±m</i>
Апрель	Самцы и самки	25	3,0-15,0	7,7±0,63
	Самцы	20	3,0-15,0	7,0±0,60
	Самки	5	6,0-14,0	10,4±1,63
Май	Самцы и самки	20	7,0-24,0	14,8±1,10
	Самцы	7	7,0-22,0	12,9±2,01
	Самки	13	8,0-24,0	15,8±1,27
Июнь	Самцы и самки	16	5,0-20,0	12,3±1,02
	Самцы	2	11,0-12,0	11,5±0,50
	Самки	14	5,0-20,0	12,4±1,17
Июль	Самцы и самки	14	7,0-24,0	14,0±1,22
	Самцы	1	15,0	15,0
	Самки	13	7,0-18,0	12,8±1,18
Сентябрь	Самцы и самки	13	1,0-17,0	8,2±1,39
	Самцы	10	1,0-17,0	7,6±1,66
	Самки	3	5,0-13,0	10,0±2,52

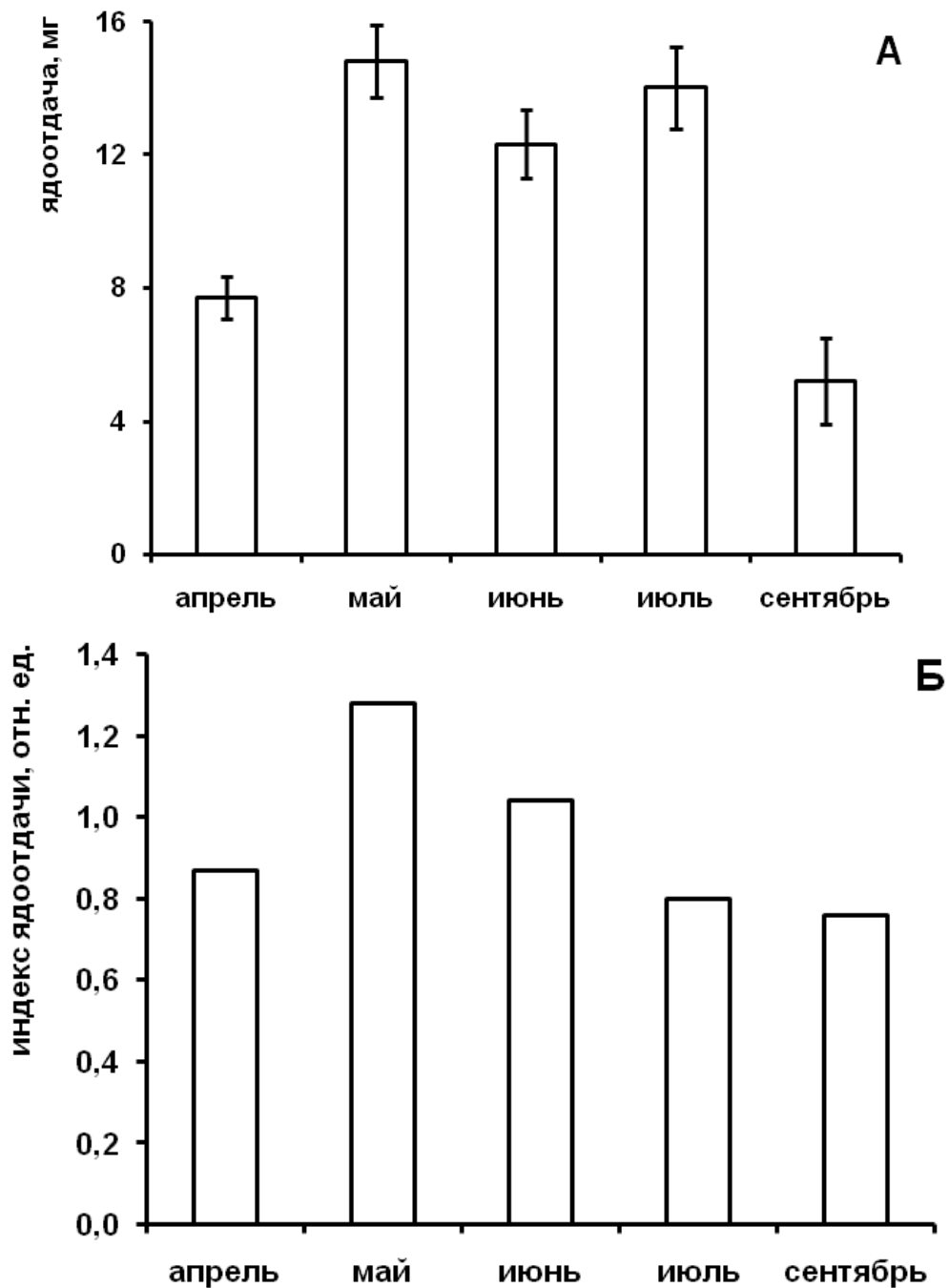


Рисунок 10. Сезонная динамика разовой ядоотдачи у обыкновенной гадюки из г. Самара в 2014 г. (А – средняя с ее ошибкой, Б – индекс ядоотдачи)

Сходный характер сезонной динамики ядоотдачи мы получили у восточных степных гадюк из Хвалынского района Саратовской области в 2015 г. Змей отлавливали три раза за сезон. Всего за сезон отловлено 65 взрослых особей (таблица 12). Динамика абсолютной величины ядоотдачи и

индекса ядоотдачи с начала мая по конец августа представлены на рисунке 11.

Таблица 12

**Разовая ядоотдача взрослых самцов и самок восточной степной гадюки
в разное время сезона активности 2015 г.**

Месяц	Пол	<i>n</i>	Ядоотдача, мг	
			<i>min-max</i>	<i>M±m</i>
Май	Самцы и самки	24	4,0–42,0	15,5±2,05
	Самцы	14	4,0–18,0	9,0±1,06
	Самки	10	12,0–42,0	24,6±2,76
Июнь	Самцы и самки	19	1,0–50,0	22,0±2,86
	Самцы	8	1,0–33,0	15,9±3,22
	Самки	11	9,0–50,0	26,4±3,93
Август	Самцы и самки	22	3,0–31,0	10,3±1,51
	Самцы	8	3,0–14,0	7,1±1,36
	Самки	14	3,0–31,0	12,1±2,13

И у самцов, и у самок восточной степной гадюки ядоотдача от весны (май) к лету (июнь) возрастает, а к осени (август) опять снижается. Однако не все сезонные различия являются статистически значимыми. Например, при сравнении выборок, включающих только самцов, достоверной на 5%-ном уровне, является разница между маем и июнем, июнем и августом, а в случае с выборками самок – между маем и августом, июнем и августом.

Таким образом, выход яда у исследуемых видов гадюк имеет сезонные особенности: его максимальные величины отмечены в летние месяцы, а весной и осенью ядоотдача имеет минимальные значения.

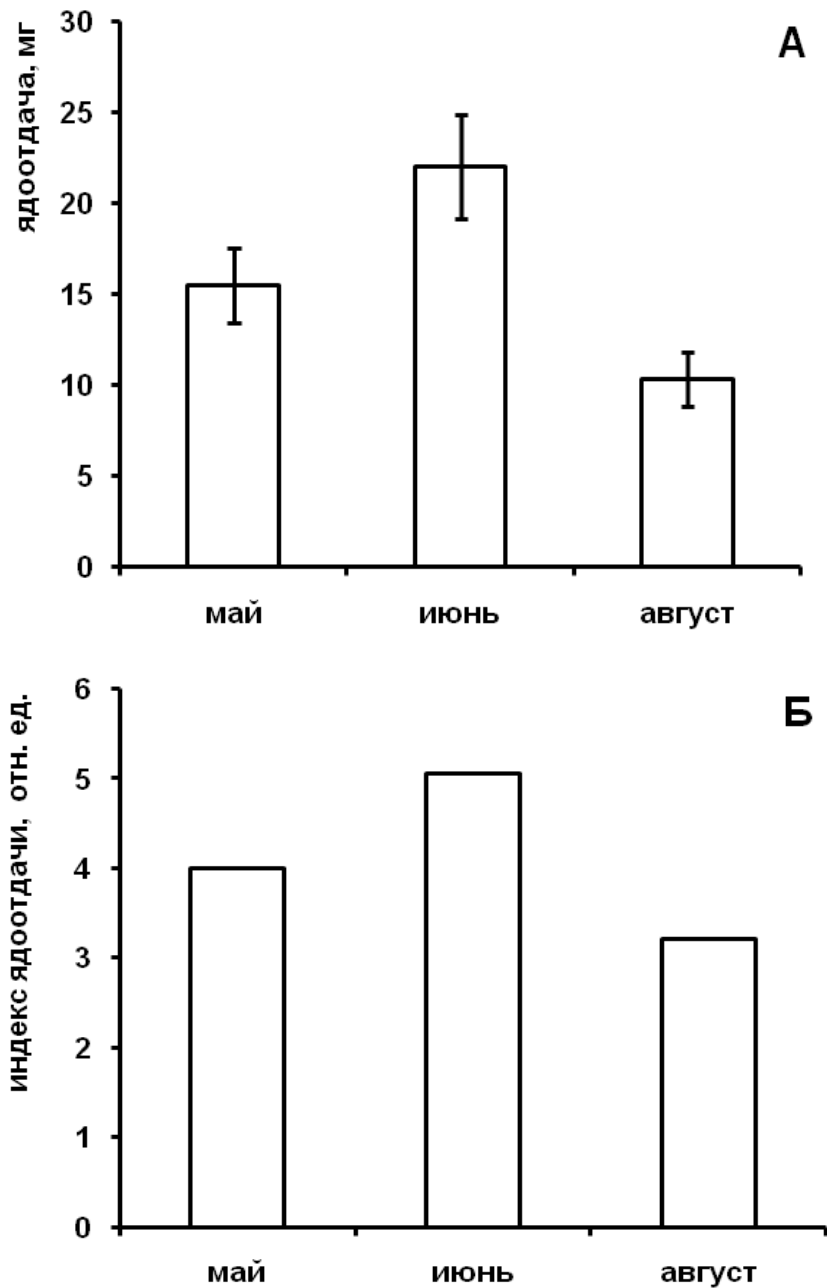


Рисунок 11. Сезонная динамика разовой ядоотдачи у восточной степной гадюки из Хвалынского района Саратовской области в 2015 г. (А – средняя с ее ошибкой, Б – индекс ядоотдачи)

Этот вывод, сделанный на основе изучения ядоотдачи взрослых гадюк, убедительно подтверждают данные по ядоотдаче молодых гадюк *V. renardi*, зафиксированные в процессе их роста в первые годы жизни (рисунок 12). Молодь гадюк, полученную от беременных самок из Радищевского района Ульяновской области (пункт 15 на рисунке 5), содержали в террариумах с момента рождения в августе 2014 г. по апрель 2017 г. Даже в условиях

террариумного содержания у молоди наблюдается максимальная ядоотдача в летние месяцы и минимальная – в апреле, при выходе из зимовки. Из рисунка 12 также видно, что по мере роста гадюк величина индивидуальной ядоотдачи также увеличивается: в августе 2015 г. она составляла $1,9 \pm 0,12$ мг, а в августе 2016 г. она выросла более чем в два раза и составила $4,8 \pm 0,44$ мг. Можно предположить, что в следующие годы по мере роста змей их ядоотдача будет увеличиваться, а характер ее динамики по сезону останется без изменений – с максимальными значениями летом и минимальными – весной и осенью.

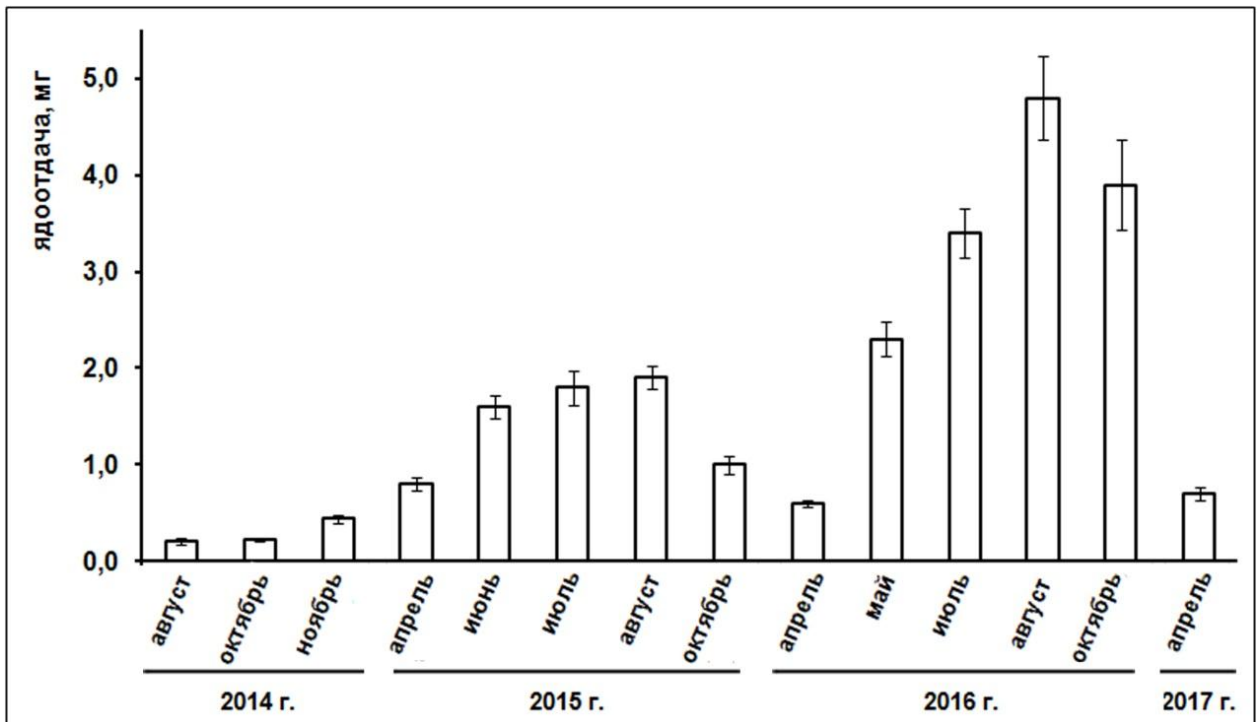


Рисунок 12. Динамика разовой ядоотдачи (средняя и ее ошибка) молоди восточной степной гадюки в первые годы жизни при террариумном содержании.

3.6. Связь выхода яда с температурой в местообитании

Скорее всего, 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 в лесопарковой зоне г. Самара был установлен термогигрохронометр iButton DS 1923, который фиксировал изменения температуры в приземном слое воздуха. График изменения среднесуточных температур в период с 15 апреля по 11 октября 2014 г. в местообитании, где проходил отлов гадюк, приведен на рисунке 13А.

На наш взгляд, характер изменения температуры в местообитании совпадает с характером сезонных изменений выхода ядовитого секрета: при низких температурах окружающей среды весной ядоотдача находится на низком уровне. В летние месяцы с повышением температуры окружающей среды ядоотдача увеличивается и к осени вновь уменьшается по мере снижения температуры в местообитании.

Зависимость выхода ядовитого секрета от температуры в течение сезона активности у гадюк носит линейный характер (рисунок 13Б). Проведенный корреляционный анализ значений среднесуточных температур в дни отлова гадюк и величины их ядоотдачи показал, что коэффициент корреляции этих величин положительный, равен 0,933 и статистически значимо (на 5%-ном уровне) отличается от нуля ($t_{\phi}=4,497$).

Приведенные выше результаты свидетельствуют о том, что выход яда у обыкновенных гадюк зависит от температуры. Скорее всего, данная закономерность носит более универсальный характер и характерна для других видов ядовитых змей, обитающих в условиях сезонного изменения климата (в частности, для восточной степной гадюки).

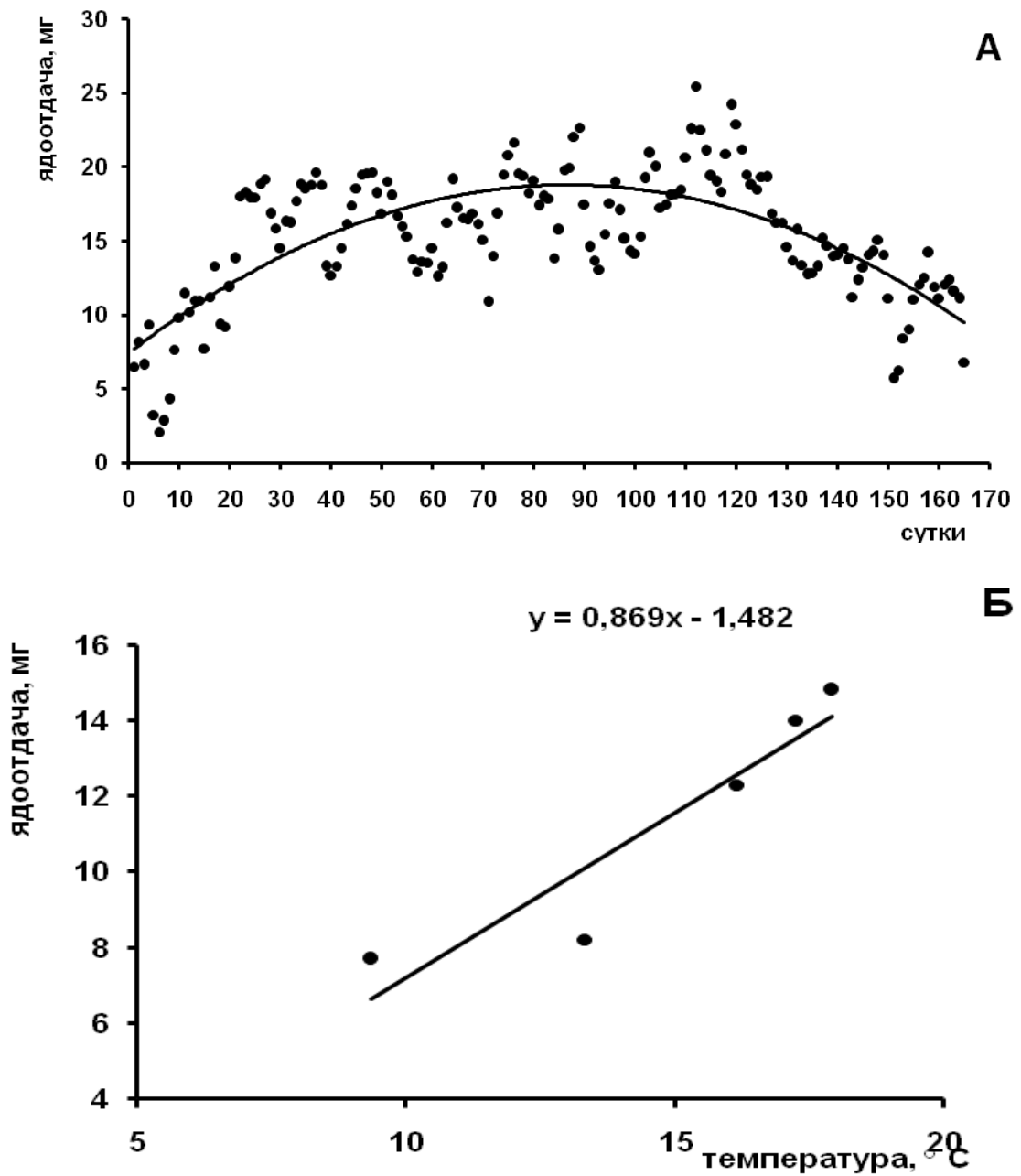


Рисунок 13. Динамика среднесуточных температур в местообитании обыкновенных гадюк из г. Самара в течение сезона 2014 г. (А) и зависимость их средней разовой ядоотдачи от температуры (Б)

ГЛАВА 4. ТОКСИЧНОСТЬ ЯДОВИТОГО СЕКРЕТА ГАДЮК

Токсичность является интегральной характеристикой биологической активности ядовитого секрета гадюк и определяется составом яда, механизмом его действия и свойствами входящих в него компонентов. Изозффективной мерой сравнения токсичности разных ядов является величина среднесмертельной дозы ЛД₅₀. Она показывает дозу ядовитого секрета (в мг яда на 1 г массы экспериментального животного), вызывающую гибель 50% экспериментальных животных в течение фиксированного интервала времени (Гелашвили и др., 2015).

Рабочей гипотезой при планировании токсикометрических экспериментов было предположение о том, что токсичность ядовитого секрета гадюк может также отражать особенности их рациона: чем выше процент данного пищевого объекта в рационе гадюк, тем токсичнее для него может быть их ядовитый секрет. Результаты, подтверждающие эти предположения, опубликованы В.Г. Старковым и соавторами (Starkov et al., 2007), которые исследовали токсичность ядовитого секрета нескольких видов гадюк подрода *Pelias* из рода *Vipera*, в рационе которых в той или иной степени присутствовали прямокрылые насекомые. На банановых сверчках авторы установили прямую связь значения ЛД₅₀ яда с энтомофагией – оказалось, что чем выше процент насекомых в рационе данного вида гадюк, тем токсичнее для них ядовитый секрет. Эти результаты и наши предположения не противоречат представлениям о том, что эволюция свойств ядовитого секрета гадюк направлена в сторону наиболее эффективного умерщвления конкретного вида добычи.

В данной главе рассмотрены таксономические, географические, половые и возрастные особенности гадюк Волжского бассейна, которые могут влиять на токсичность их ядовитого секрета. Эксперименты проведены на мышах и сверчках: мышевидные грызуны входят в рацион обоих видов змей, а

прямокрылые насекомые являются пищевыми объектами восточной степной гадюки.

В данной главе используются следующие обозначения: $LD_{50} \pm S_{LD_{50}}$ – среднесмертельная доза и ее ошибка; CL и CU – нижняя и верхняя границы 95%-го доверительного интервала для среднесмертельной дозы LD_{50} .

4.1. Среднесмертельные дозы яда гадюк для мышей

Изменения свойств яда в процессе онтогенеза выявлены ранее для некоторых видов змей (Minton, Weinstein, 1986; Mackessy, 1988; Chippaux et al., 1991; Mackessy et al., 2006): было показано, что ядовитый секрет молодых особей для некоторых пищевых объектов токсичнее такового взрослых, и в процессе онтогенеза токсичность их яда имеет тенденцию к снижению.

Наши результаты определения токсичности ядовитого секрета взрослых и новорожденных гадюк двух видов для мышей представлены в таблице 13. Взрослые обыкновенные гадюки отловлены в г. Самара (пункт 7 на рисунке 4), новорожденные *Vipera berus* получены в неволе от самок, отловленных в данном пункте беременными. Взрослые восточные степные гадюки отловлены в Камышинском районе Волгоградской области (пункт 17 на рисунке 5), новорожденные *V. renardi* получены от самок, отловленных в этом пункте беременными.

При сравнении среднесмертельных доз LD_{50} яда взрослых и новорожденных обыкновенных гадюк, полученных на мышах, выявлены статистически значимые различия на 5%-ном уровне – яд сеголеток *V. berus* оказался токсичнее, чем ядовитый секрет взрослых змей данного вида. Новорожденные обыкновенные гадюки продуцируют яд, который по токсичности для мышей превышает яд взрослых *V. berus* более чем в два раза. Весьма вероятно, что для молодых обыкновенных гадюк мелкие грызуны в рационе имеют большее значение по сравнению со взрослыми обыкновенными гадюками.

**Среднесмертельные дозы ЛД₅₀ яда взрослых и новорожденных гадюк
для мышей при внутрибрюшинной инъекции (мкг/г)**

Вид гадюк	Возрастная группа	ЛД ₅₀ ±S _{ЛД50}	CL	CU
<i>Vipera</i>	взрослые	1,37±0,042	1,28	1,45
<i>berus</i>	новорожденные	0,60±0,101	0,40	0,80
<i>Vipera</i>	взрослые	2,79±0,064	2,67	2,92
<i>renardi</i>	новорожденные	2,69±0,136	2,43	2,96

Можно также предположить, что сравнительно низкая ядоотдача новорожденных может компенсироваться более высокой токсичностью их ядовитого секрета для тех пищевых объектов, которые преобладают в их спектре питания. В то же время, статистически значимых возрастных различий ЛД₅₀ в яде восточных степных гадюк мы не обнаружили – для мышей яд новорожденных *V. renardi* по токсичности не отличался от ядовитого секрета взрослых особей. Вероятно, это связано с тем, что для молодых гадюк этого вида мелкие грызуны не являются основным кормом.

По-видимому, в процессе онтогенеза ядовитый секрет претерпевает ряд изменений свойств, которые могут быть обусловлены возрастными изменениями в характере питания – как в размерах, так и в типе кормовых объектов. Такой «онтогенетический сдвиг» в характере питания наблюдается у многих видов ядовитых змей и может быть связан с изменениями в составе ядовитого секрета (Mackessy et al., 2003). Качественные и количественные различия пептидного спектра яда змей разных возрастных групп, полученные методом электрофореза в ПААГ, также отмечались в литературе, например, у малоазиатской гадюки *Vipera xanthina* (Arikan et al., 2006).

Кроме того, в работах А.А. Недоспасова и Е.В. Родиной (Nedospasov, Rodina, 1992), Т.Н. Атяшевой и соавторов (2016) отмечены и другие

возрастные различия ядовитого секрета гадюк – в частности, в активностях протеолитических ферментов и оксидазы L-аминокислот.

Мышевидные грызуны являются главной или значительной частью питания обыкновенных гадюк обоих подвидов, а также входят в рацион гадюк Башкирова, реже – восточных степных гадюк номинативного подвида (Бакиев и др., 2015).

Прежде всего, мы попытались установить, есть различия в токсичности ядовитого секрета, продуцируемого самцами и самками гадюк исследованных подвидов. Образцы яда получены от взрослых змей: обыкновенной гадюки номинативного подвида *V. b. berus* из г. Самара (пункт 7 на рисунке 4), восточной степной гадюки номинативного подвида *V. r. renardi* из Камышинского района Волгоградской области (пункт 17 на рисунке 5), гадюки Башкирова *V. r. bashrirovi* из Сергиевского района Самарской области (пункт 23 на рисунке 5). Результаты этих определений ЛД₅₀ представлены в таблице 14.

Таблица 14

Среднесмертельные дозы ЛД₅₀ яда самцов и самок разных подвидов гадюк для мышей при внутрибрюшинной инъекции (мкг/г)

Подвид гадюк	Пол гадюк	ЛД ₅₀ ±S _{ЛД50}	CL	CU
<i>V. b. berus</i>	самцы	1,50±0,158	1,20	1,81
	самки	1,27±0,180	0,91	1,62
<i>V. r. renardi</i>	самцы	3,03±0,284	2,48	3,59
	самки	2,92±0,209	2,51	3,33
<i>V. r. bashrirovi</i>	самец	2,68±0,186	2,31	3,04
	самка	2,78±0,147	2,49	3,07

95%-ные доверительные интервалы ЛД₅₀ яда самцов и самок у каждого подвида гадюк перекрываются, т.е. внутри подвидов при сравнении яда самцов и самок статистически значимых различий ЛД₅₀ на 5%-ном уровне

значимости не выявлено. Иными словами, в популяциях исследованных подвидов гадюк самцы и самки одного подвида продуцируют примерно одинаково токсичный для мышевидных грызунов ядовитый секрет. Из этого следует, что ни самцы, ни самки гадюк в популяции не имеют каких-либо преимуществ при умерщвлении потенциальных пищевых объектов.

Ранее у трех из четырех исследованных подвидов гадюк (*V. b. nikolskii*, *V. r. renardi*, *V. r. bashrirovi*) в некоторых популяциях был отмечен ядовитый секрет, различающийся по цвету (желтый и бесцветный) и по активности оксидазы L-аминокислот (Маленёв и др., 2010; Зайцева, 2011). В бесцветных образцах ядовитого секрета активность данного фермента не обнаруживается. При этом в популяциях, которые мы отнесли к номинативному подвиду обыкновенной гадюки *V. b. berus*, за все годы исследований мы отмечали яд только желтого цвета. В наших экспериментах при определении ЛД₅₀ образцов ядов желтого цвета и бесцветного статистически значимых различий в их токсичности не выявлено (таблица 15).

Таблица 15

Среднесмертельные дозы ЛД₅₀ желтого и бесцветного яда разных подвидов гадюк для мышей при внутрибрюшинной инъекции (мкг/г)

Подвид гадюк	Цвет яда	ЛД ₅₀ ±S _{ЛД50}	CL	CU
<i>V. b. nikolskii</i>	желтый	0,88±0,094	0,69	1,06
	бесцветный	0,96±0,082	0,80	1,13
<i>V. r. renardi</i>	желтый	3,09±0,223	2,66	3,53
	бесцветный	2,74±0,247	2,25	3,22
<i>V. r. bashrirovi</i>	желтый	2,75±0,234	2,29	3,21
	бесцветный	2,78±0,172	2,44	3,12

Можно уточнить, что образцы яда получены от взрослых змей: обыкновенной гадюки лесостепного подвида *V. b. nikolskii* из Пензенского

района Пензенской области (пункт 12 на рисунке 4), восточной степной гадюки номинативного подвида *V. r. renardi* из Камышинского района Волгоградской области (пункт 17 на рисунке 5), гадюки Башкирова *V. r. bashrirovi* из Сенгилеевского района Ульяновской области (пункт 20 на рисунке 5).

Следовательно, наличие оксидазы L-аминокислот в образцах яда желтого цвета не влияет на его токсичность, как и отсутствие данного фермента в бесцветных образцах.

В отдельной серии экспериментов мы оценили устойчивость самцов и самок мышей к яду гадюк, для чего определили значения ЛД₅₀ одного и того же образца ядовитого секрета отдельно на самцах и самках мышей (таблица 16).

Таблица 16

Среднесмертельные дозы ЛД₅₀ яда гадюк для самцов и самок мышей при внутрибрюшинной инъекции (мкг/г)

Подвид гадюк	Пол мышей	ЛД ₅₀ ±S _{ЛД50}	CL	CU
<i>V. b. berus</i>	самцы	1,42±0,111	1,20	1,64
	самки	1,30±0,100	1,10	1,50
<i>V. b. nikolskii</i>	самцы	0,87±0,083	0,71	1,04
	самки	0,97±0,093	0,79	1,15
<i>V. r. renardi</i>	самцы	2,69±0,399	1,91	3,48
	самки	2,54±0,357	1,84	3,24
<i>V. r. bashrirovi</i>	самцы	2,45±0,322	1,82	3,08
	самки	2,66±0,143	2,38	2,94

В этих экспериментах использованы образцы яда от взрослых змей: обыкновенной гадюки номинативного подвида *V. b. berus* из г. Самара (пункт 7 на рисунке 4), обыкновенной гадюки лесостепного подвида *V. b. nikolskii* из Добровского района Липецкой области (пункт 11 на рисунке 4), восточной

степной гадюки номинативного подвида *V. r. renardi* из Радищевского района ульяновской области (пункт 15 на рисунке 5), гадюки Башкирова *V. r. bashirovi* из Кинельского района Самарской области (пункт 24 на рисунке 5). Как видно из данных таблицы 16, статистически значимые различия – на 5%-ном уровне – в устойчивости мышей-самцов и мышей-самок к яду гадюк не выявлены.

На рисунке 14 приведены результаты определения ЛД₅₀ образцов ядов взрослых гадюк четырех подвидов. Отнесение некоторых популяций к тому или иному подвиду в некоторой степени субъективно. К примеру, как отмечалось выше, в одной и той же популяции обыкновенной гадюки часть змей имела желтый яд, а часть – бесцветный. Первый является диагностическим признаком номинативной формы, а второй – гадюки Никольского (Milto, Zinenko, 2005). Гадюки, обитающие в окрестностях г. Самара, имеют окраску тела и морфологию гемипенисов, характерные для гадюки Никольского, а по цвету яда, специфическим фракциям ядовитого секрета идентифицируются как *V. b. berus* (Песков и др., 2003; Старков, Уткин, 2003; Павлов А. и др., 2004; Bakiev u. a., 2005; Бакиев и др., 2009).

Таксономическая принадлежность форм со смешанными признаками *berus* и *nikolskii*, которые населяют Волжский бассейн, требует уточнения. 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 (Ведмедеря и др., 1986), 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, которую мы называем «*nikolskii*», будет переописана с новой территории, то должны измениться не только ее диагностические признаки и типовая территория, но и название данной формы.

Как видно из рисунка 14, при внутрибрюшинных инъекциях мышам среднесмертельные дозы ядовитого секрета увеличиваются (токсичность снижается) в ряду: *V. b. nikolskii* → *V. b. berus* → *V. r. bashrirovi* → *V. r. renardi*. На наш взгляд, этот ряд изменений ЛД₅₀ отражает и пищевые предпочтения исследуемых подвидов гадюк, а именно – уменьшение доли мышевидных грызунов в рационе этих подвидов.

При анализе значений ЛД₅₀ яда обыкновенных гадюк из разных локалитетов (рисунок 14) заметно, что яд *V. b. nikolskii* более токсичен, чем яд *V. b. berus*. В данном случае строгое разделение обыкновенной гадюки на два подвида следует воспринимать как некую условность, поскольку часть образцов яда получены от гадюк из популяций со смешанными подвидами признаками и находящихся в зоне интерградации этих подвидов.

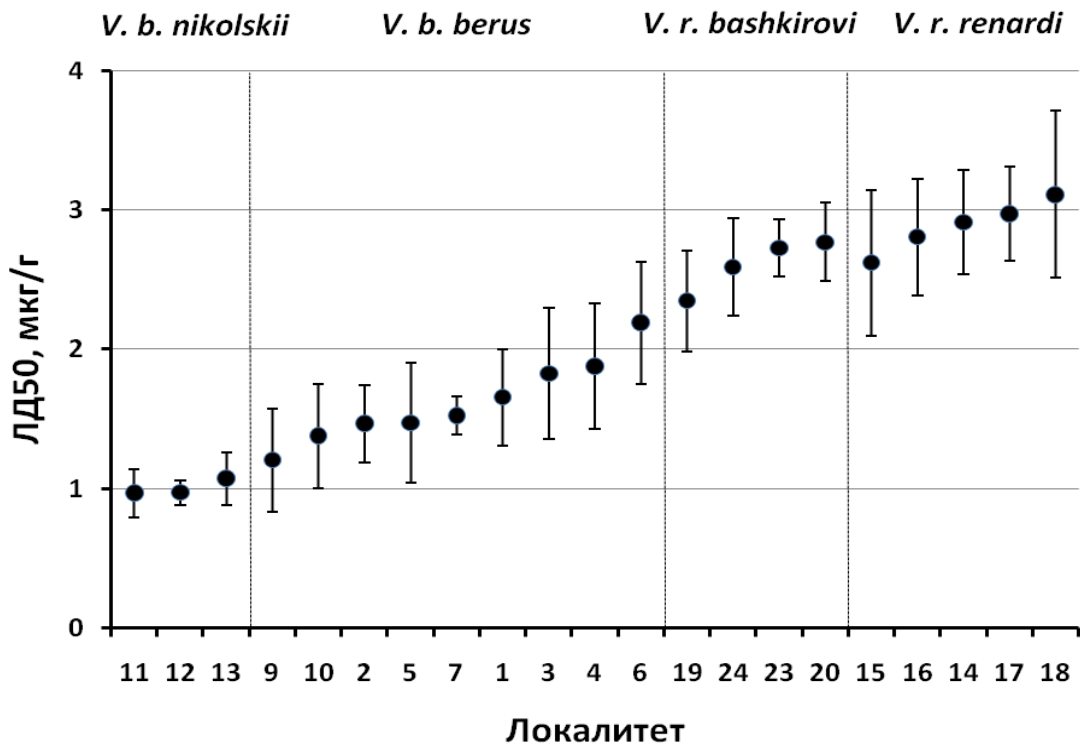


Рисунок 14. Значения среднесмертельных доз и границы 95%-ных доверительных интервалов ЛД₅₀ ядов взрослых гадюк из разных локалитетов (см. рисунки 4 и 5)

На рисунке 14 хорошо выражен географический тренд снижения токсичности образцов, имеющий направление от Липецкой области к Пермскому краю – от локалитетов с преобладающими признаками *V. b. nikolskii* к локалитетам с преобладающими признаками номинативного подвида *V. b. berus*. Этот тренд не противоречит современным представлениям об истории расселения и гибридизации более древней гадюки Никольского с относительно молодой номинативной формой обыкновенной гадюки (Ursenbacher et al., 2006; Zinenko et al., 2011; Ратников и др., 2015). Такая же тенденция изменения свойств яда гадюк в пределах Волжского бассейна была выявлена и ранее при анализе ферментативных активностей и пептидного состава ядовитого секрета гадюк из тех же популяций (Бакиев и др., 2009; Зайцева, 2011).

Кроме того, различия в токсичности ядов подвидов *V. berus*, обнаруженные на мышах, могут быть также связаны с наличием в яде *V. b. nikolskii* двух гетеродимерных фосфолипаз A_2 , которые обладают нейротоксической активностью и отсутствуют в яде *V. b. berus* (Ramazanova et al., 2008; Рамазанова, 2011). Это позволяет предположить, что механизм действия яда *V. b. nikolskii* на млекопитающих может отличаться от действия яда *V. b. berus*.

Токсичность яда восточной степной гадюки ниже таковой обыкновенной гадюки, о чем свидетельствуют более высокие значения LD_{50} первой, и что можно связать с различиями пищевого рациона двух видов гадюк. У *V. renardi* мышевидные грызуны имеют меньшее значение в рационе по сравнению с *V. berus*. К примеру, С.А. Чернов (1954) и А.Г. Бакиев с соавторами (2010), изучавшие питание *V. renardi* в южной части междуречья Волги и Урала, вообще не отметили здесь грызунов в желудках восточной степной гадюки. Основная пища змей данного вида включала прямокрылых насекомых и ящериц. В желудках также единично встречаются пауки, муравьи и жуки, которые, очевидно, имеют менее значительную роль в питании данного вида гадюк.

По сравнению с обыкновенной гадюкой подвидовые различия в токсичности яда у восточной степной гадюки выражены слабее: 95%-ные доверительные интервалы LD_{50} яда восточных степных гадюк из разных популяций перекрываются. В целом же прослеживается менее высокая токсичность яда номинативной формы *V. r. renardi* по сравнению с гадюкой Башкирова *V. r. bashrirovi*, что можно связать с особенностями питания подвидов. Так, большую значимость грызунов в рационе *V. r. bashrirovi* по сравнению с *V. r. renardi* отмечали А.Г. Бакиев и соавторы (2010, 2015). При выкармливании молодых гадюк Башкирова в условиях неволи лучшие, по сравнению с насекомыми, результаты получены на мышевидных грызунах (Бакиев и др., 2010, 2015; Фурман и др., 2011).

Результаты токсикометрии ядовитого секрета гадюк исследованных подвидов на мышах позволяют сформулировать ряд обобщений.

Во-первых, статистически значимых различий ЛД₅₀ в яде самцов и самок гадюк в популяциях всех исследуемых подвидов не было выявлено. Это свидетельствует о том, что самцы и самки гадюк из одной популяции продуцируют одинаково токсичный ядовитый секрет и имеют равные шансы при добыче потенциальных пищевых объектов.

Во-вторых, у обыкновенной и восточной степной гадюк статистически значимых различий в значениях ЛД₅₀ образцов ядов разного цвета (желтого и бесцветного) не выявлено, несмотря на то, что эти образцы отличаются наличием фермента оксидазы L-аминокислот.

В-третьих, в наших экспериментальных условиях мы не выявили различий в устойчивости самцов и самок мышей к яду гадюк – значения ЛД₅₀, определенные на самцах и самках, статистически значимо не различаются.

В-четвертых, показано, что яд новорожденных обыкновенных гадюк для мышей токсичней, чем яд взрослых: на наш взгляд, это говорит о том, что в питании молодых гадюк мышевидные грызуны имеют большее значение, чем в рационе взрослых особей. В то же время, в ядовитом секрете восточных степных гадюк аналогичные возрастные различия не обнаружены.

В-пятых, ранжирование ядовитого секрета гадюк исследуемых подвидов по токсичности может отражать особенности их рациона питания. Так, для мышей токсичность ядов убывает в ряду – *V. b. nikolskii* → *V. b. berus* → *V. r. bashkirovi* → *V. r. renardi*, и по литературным данным в этом же ряду снижается доля мышевидных грызунов в рационе этих подвидов.

4.2. Среднесмертельные дозы яда гадюк для сверчков

Как следует из литературного обзора, прямокрылые насекомые (отряд Orthoptera, включающий сверчков) являются значительной составляющей

рациона восточных степных гадюк и отсутствуют в рационе обыкновенных гадюк.

Мы имели возможность провести токсикометрию ядов гадюк на двух видах сверчков – домовом *Acheta domesticus* и банановом *Gryllus assimilis* – и сравнить их устойчивость к яду. Для этих экспериментов использовали сверчков одинаковой массы – 0,3 г (крупные домовые сверчки и мелкие банановые). Статистически значимых различий в значениях ЛД₅₀ у этих видов сверчков выявлено не было, что свидетельствует об отсутствии видоспецифичности в устойчивости этих видов насекомых к яду гадюк.

В таблице 17 приведены результаты испытания токсичности яда восточной степной гадюки из Камышинского района Волгоградской области (пункт 17 на рисунке 5) для двух видов сверчков – домового и бананового. Как видно из таблицы, границы 95%-го доверительных интервалов перекрываются, т.е. значимые на 5%-ном уровне различия не выявлены.

Таблица 17

**Среднесмертельные дозы ЛД₅₀ яда восточной степной гадюки
для двух видов сверчков при внутрибрюшинной инъекции (мкг/г)**

Вид сверчков	ЛД ₅₀ ±S _{ЛД50}	CL	CU
<i>Acheta domesticus</i>	19,80±3,086	13,75	25,85
<i>Gryllus assimilis</i>	22,83±2,618	17,69	27,96

Банановые сверчки примерно в два раза крупнее домовых и более удобны для токсикометрии. Кроме того, мы обнаружили, что устойчивость домовых сверчков к ядовитому секрету восточных степных гадюк статистически значимо изменяется в течение года (Маленёв и др., 2016). У банановых сверчков такой особенности отмечено не было, поэтому все дальнейшие эксперименты по токсикометрии ядовитого секрета восточных степных гадюк проведены на культуре банановых сверчков *Gryllus assimilis*.

Так же, как и в опытах на мышах, сначала мы выяснили, существуют ли различия в устойчивости самцов и самок банановых сверчков к яду гадюк. Статистически значимых половых различий на 5%-ном уровне в значениях ЛД₅₀ выявлено не было. В таблице 18 приведены результаты анализа токсичности яда восточной степной гадюки из Камышинского района Волгоградской области (пункт 17 на рисунке 4) для самцов и самок банановых сверчков. Как видно из этих данных, значения ЛД₅₀, полученные на самцах и самках, статистически значимо не различаются. Это позволило нам в дальнейшем использовать в работе выборки насекомых без разделения по полу, стандартизируя лишь массу подопытных насекомых.

Таблица 18

Среднесмертельные дозы ЛД₅₀ яда восточной степной гадюки для самцов и самок банановых сверчков при внутрибрюшинной инъекции (мкг/г)

Пол сверчков	ЛД ₅₀ ±S _{ЛД50}	CL	CU
Самцы	21,41±2,546	16,42	26,40
Самки	21,02±3,169	14,81	27,23

При определении ЛД₅₀ яда восточных степных гадюк из Камышинского района Волгоградской области на банановых сверчках мы обнаружили, что яд новорожденных токсичнее такового взрослых особей – значения ЛД₅₀ их ядов статистически значимо отличаются, а для яда обыкновенной гадюки из г. Самара никаких значимых возрастных изменений нами не выявлено (таблица 19). Не исключено, что выявленные возрастные различия токсичности ядовитого секрета могут быть связаны с бóльшим значением прямокрылых насекомых в питании новорожденных гадюк Ренара по сравнению со взрослыми. Ранее было отмечено (Starkov et al., 2007): для новорожденных гадюк *V. r. renardi* прямокрылые насекомые являются стартовым кормом, инициирующим у них инстинкт хищника. По личному

сообщению В.Г. Старкова, эксперименты проводились на восточных степных гадюках номинативного подвида из Краснодарского края. В условиях террариума мы также выкармливали новорожденных восточных степных гадюк номинативной формы сверчками, при этом новорожденные гадючата отказывались от поедания новорожденных мышат.

Таблица 19

Среднесмертельные дозы ЛД₅₀ яда взрослых и новорожденных гадюк для банановых сверчков при внутрибрюшинной инъекции (мкг/г)

Вид гадюк	Возрастная группа	ЛД ₅₀ ±S _{ЛД50}	CL	CU
<i>Vipera berus</i>	взрослые	97,74±4,239	89,43	106,05
	новорожденные	86,52±11,579	63,83	109,22
<i>Vipera renardi</i>	взрослые	28,57±0,850	26,91	30,24
	новорожденные	9,44±1.919	5,68	13,21

В качестве дополнительного аргумента в пользу наших предположений можно привести данные по изменениям ЛД₅₀ яда восточной степной гадюки в процессе онтогенеза. Так, молодых гадюк *V. renardi* (n=30), родившихся в начале августа 2014 г. от беременных самок из Радищевского района Ульяновской области (пункт 15 на рисунке 5), содержали в лабораторных условиях в течение 2014–2016 гг., периодически отбирая образцы ядовитого секрета и определяя значения ЛД₅₀ для банановых сверчков (рисунок 15).

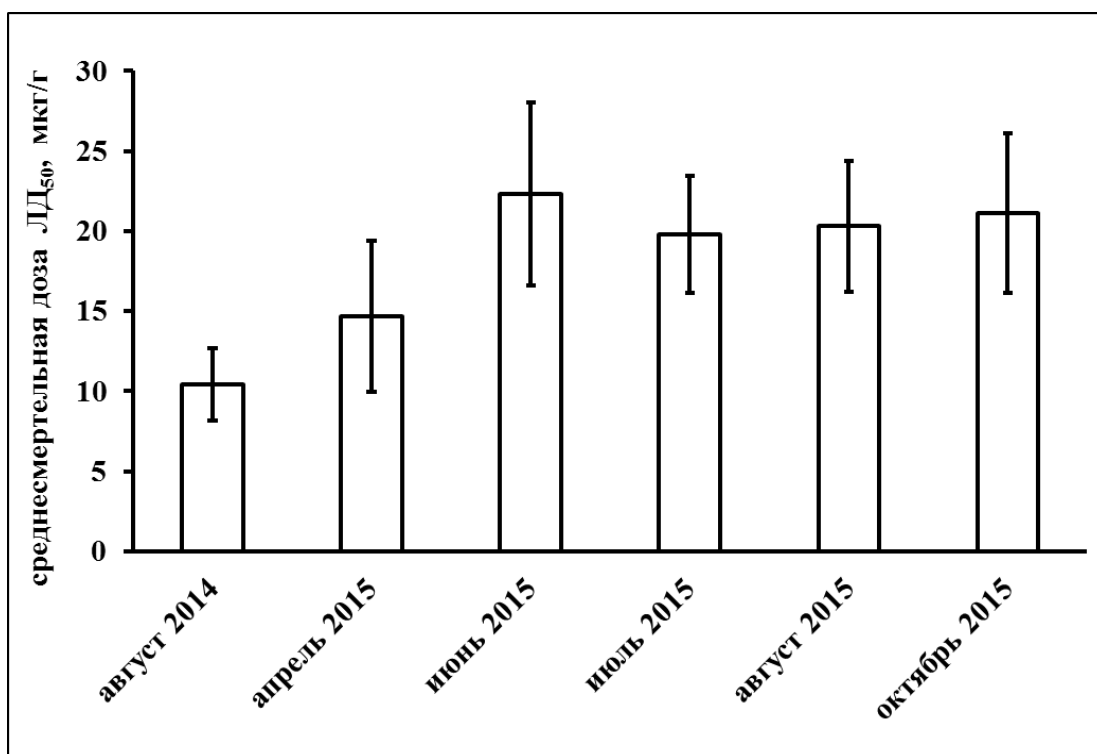


Рисунок 15. Онтогенетические изменения значений среднесмертельной дозы (с границами 95%-ных доверительных интервалов ЛД₅₀) яда восточных степных гадюк

На рисунке 15 отчетливо видна тенденция увеличения значений ЛД₅₀ (снижения токсичности) с возрастом змей. ЛД₅₀ яда новорожденных гадюк *V. renardi* (август 2014 г.) значительно отличается от ЛД₅₀ яда взрослых особей. К середине второго года жизни (июнь 2015 г.) ЛД₅₀ их яда достигает уровня взрослых особей и далее не меняется. По нашим наблюдениям, в этот же период (июнь-июль 2015 г.) молодые гадюки начинали отказываться от предложенных сверчков и переходить на питание новорожденными мышами.

Анализ ЛД₅₀ ядовитого секрета обыкновенных гадюк на банановых сверчках показал следующее: 1) высокие значения ЛД₅₀ яда обыкновенной гадюки (более 80 мкг/г) говорят о низкой токсичности яда для насекомых; 2) статистически значимых возрастных различий обнаружено не было. Вероятнее всего, это объясняется отсутствием прямокрылых насекомых в рационе обыкновенных гадюк – как взрослых особей, так и новорожденных (Бакиев и др., 2015). В условиях лабораторного содержания молодых

обыкновенных гадюк мы также ни разу не отмечали факта поедания сверчков, хотя последние неоднократно предлагались молодым обыкновенным гадюкам в качестве корма. Единственным пищевым объектом, который в неволе самостоятельно поедали молодые обыкновенные гадюки, были новорожденные мышата.

Полученные результаты свидетельствуют о наличии значимых возрастных различий в токсичности ядовитого секрета гадюк – у обыкновенной гадюки они обнаружены на мышах, а у восточной степной гадюки – на сверчках. Это позволяет предположить, что для основных пищевых объектов токсичность яда новорожденных гадюк выше, чем таковая яда взрослых, а для неосновных может не меняться с возрастом змей.

В таблице 20 приведены результаты определения ЛД₅₀ образцах яда восточных степных гадюк номинативной формы *V. r. renardi* из Камышинского района Волгоградской области и Волжского района Самарской области. Эти локалитеты выбраны потому, что гадюки в каждой из этих популяций продуцировали яд разного цвета: одна часть змей – желтый, другая – бесцветный, что позволило нам сравнить токсичность желтого и бесцветного ядов.

Таблица 20

Среднесмертельные дозы ЛД₅₀ желтого и бесцветного яда восточной степной гадюки для банановых сверчков при внутрибрюшинной инъекции (мкг/г)

Цвет яда	ЛД ₅₀ ±S _{ЛД50}	CL	CU	Место отлова гадюк
желтый	22,37±1,852	18,74	26,00	Камышинский р-н Волгоградской обл.
бесцветный	24,47±2,143	20,27	28,68	
желтый	21,03±2,586	15,96	26,10	Волжский р-н Самарской обл.
бесцветный	21,36±2,626	16,21	26,51	

Из данных таблицы 20 видно, что ядовитый секрет гадюк из одного локалитета, но разного цвета, показал почти одинаковые, достоверно не различающиеся значения ЛД₅₀. Таким образом, наличие оксидазы L-аминокислот в желтых образцах не влияет на его токсичность.

Значения ЛД₅₀ ядовитого секрета исследованных подвидов гадюк из разных локалитетов на территории Волжского бассейна приведены на рисунке 16.

Внутри трех исследованных подвидов – *V. r. renardi*, *V. b. berus*, *V. b. nikolskii* – ядовитый секрет гадюк из разных локалитетов статистически значимо не различается по ЛД₅₀. Внутри подвида *V. r. bashrirovi* более высокой токсичностью яда, по сравнению с другими популяциями гадюки Башкирова, выделяются гадюки из двух популяций – с типовой территории (Спасский район Татарстана, пункт 19 на рисунке 5) и из Красносамарского леса (Кинельский район Самарской области, пункт 24 на рисунке 5). В связи с этими внутривидовыми различиями следует заметить, что обе популяции гадюки Башкирова изолированы от других популяций данного подвида, имеют самостоятельные истории формирования и развития, а особенности состава яда змей из этих популяций остаются неизученными.

Отчетливо видно распределение значений ЛД₅₀ на две группы – более токсичного для сверчков ядовитого секрета *V. r. renardi* и *V. r. bashrirovi* и менее токсичного – *V. b. berus* и *V. b. nikolskii*. Как указывалось выше, это подтверждает связь токсичности яда гадюк с особенностью их рациона: насекомые являются значительной составляющей в питании восточных степных гадюк *V. renardi* и отсутствуют в рационе обыкновенных гадюк *V. berus*.

Следует отметить, что полученные нами результаты определения ЛД₅₀ на сверчках хорошо согласуются с данными других авторов (Starkov et al., 2007; Ширяева, 2011).

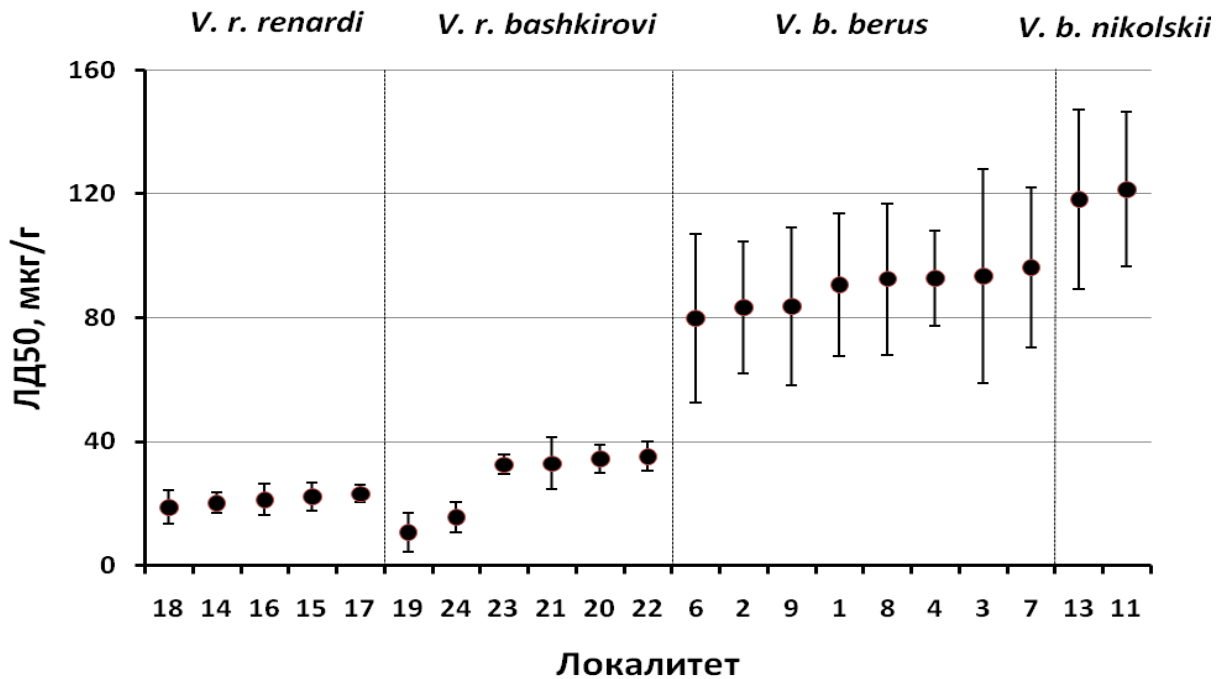


Рисунок 16. Значения среднесмертельных доз и границы 95%-ных доверительных интервалов ЛД₅₀ ядов взрослых гадюк из разных локалитетов (см. рисунки 4 и 5)

При исследовании сезонных особенностей ядоотдачи у восточных степных гадюк в 2015 г. образцы ядовитого секрета из Хвалынского района Саратовской области (пункт 16 на рисунке 4) были собраны в разное время сезона – в начале мая, в середине июня и в конце августа. Мы определили значения ЛД₅₀ в этих образцах, собранных в течение сезона активности, на банановых сверчках. Результаты токсиметрии показали, что токсичность остается почти постоянной – статистически значимых различий в значениях ЛД₅₀ между образцами, собранными в разное время сезонной активности, не выявлено (таблица 21). Некоторое снижение токсичности яда (повышение значения ЛД₅₀) самцов и самок в августе, возможно, связано со снижением общего уровня метаболических процессов у змей перед периодом зимнего покоя. Кстати говоря, другие параметры ядовитого секрета – активность протеаз и оксидазы L-аминокислот – также не изменяются по сезону (Маленёв и др., 2016).

Таблица 21

Значения ЛД₅₀ яда восточных степных гадюк в разное время сезонной активности для банановых сверчков при внутрибрюшинной инъекции (мкг/г)

Пол гадюк	Месяцы 2015 г.		
	май	июнь	август
Самцы	26,13±5,181	27,87±4,454	30,17±6,020
Самки	26,13±4,173	28,234±4,1158	33,92±7,712
Самцы и самки	26,16±3,266	28,09±3,030	31,93±4,783

Результаты токсикометрии ядов четырех подвидов гадюк на насекомых позволяют сделать следующие обобщения.

Во-первых, установлено, что для сверчков токсичность яда обыкновенной гадюки значительно ниже, чем таковая восточной степной. Эти результаты подтверждают наши предположения о связи токсичности яда гадюк с их пищевыми предпочтениями и соответствует сложившимся представлениям об особенностях их питания, а именно – отсутствие прямокрылых насекомых в рационе обыкновенной гадюки, и значительная их доля в питании восточной степной гадюки. При этом статистически значимые внутривидовые различия ЛД₅₀ выявлены только у гадюки Башкирова.

Во-вторых, статистически значимых различий ЛД₅₀ яда самцов и самок гадюк всех исследуемых подвидов не выявлено, что подтверждает сделанный ранее вывод об отсутствии у особей разного пола из одного локалитета каких-либо преимуществ при умерщвлении добычи.

В-третьих, у гадюк Ренара ядовитый секрет желтого цвета, несмотря на наличие в нем оксидазы L-аминокислот, по значению ЛД₅₀ не отличается от бесцветных образцов, где активность фермента отсутствует.

В-четвертых, установлено, что яд новорожденных восточных степных гадюк для сверчков токсичней, чем яд взрослых: этот факт не противоречит

представлениям о том, что в питании молодых ренаровых гадюк прямокрылые насекомые составляют гораздо больший процент, чем в рационе взрослых. При анализе ядовитого секрета взрослых и новорожденных обыкновенных гадюк подобные возрастные различия в ЛД₅₀ не обнаружены.

В-пятых, на примере восточной степной гадюки статистически значимых сезонных изменений в токсичности яда не было выявлено: скорее всего, гадюки в течение всего сезона активности продуцируют одинаково токсичный для насекомых ядовитый секрет.

ВЫВОДЫ

1. Ядоотдача взрослых особей восточной степной гадюки выше таковой у обыкновенной гадюки, несмотря на меньшие размеры тела. Самки обоих видов гадюк отличаются, как правило, более крупными размерами и большей ядоотдачей по сравнению с самцами одного и того же вида, но при этом при сходных линейных размерах самки по ядоотдаче не отличаются от самцов. У исследованных видов змей зависимость выхода яда от размеров тела носит нелинейный характер, а от массы тела – зависимость близка к прямо пропорциональной.

2. У обоих видов гадюк выход яда изменяется в течение периода активности – весной он минимальный, возрастает в жаркие летние месяцы и к осени опять снижается. Такой характер сезонной изменчивости ядоотдачи определяется микроклиматическими условиями в местообитаниях и активностью физиологических процессов у гадюк, обитающих в условиях сезонного изменения климата. На примере обыкновенной гадюки показано, что ядоотдача зависит от температуры окружающей среды в месте обитания.

3. Токсичность ядовитого секрета у исследованных видов гадюк не зависит от его цвета и половой принадлежности змей-доноров.

4. Анализ LD_{50} яда взрослых и новорожденных гадюк на разных экспериментальных животных выявил статистически значимые возрастные различия в токсичности. Для мышей яд новорожденных обыкновенных гадюк оказался токсичнее, чем яд взрослых особей, а в яде восточных степных гадюк подобных возрастных различий LD_{50} не обнаружено. В то же время для сверчков токсичность ядовитого секрета новорожденных восточных степных гадюк выше, чем взрослых особей, а у обыкновенных гадюк возрастных различий в значениях LD_{50} не выявлено. Это позволяет предположить, что для основных пищевых объектов токсичность яда новорожденных гадюк выше, чем таковая яда взрослых, а для неосновных – значение LD_{50} с возрастом не меняется.

5. Для мышей токсичность ядов четырех подвигов гадюк убывает в ряду: *V. b. nikolskii* → *V. b. berus* → *V. r. bashkirovi* → *V. r. renardi*, который также отражает снижение доли мышевидных грызунов в рационе этих подвигов. Для сверчков токсичность ядовитого секрета яда восточных степных гадюк, потребляющих прямокрылых насекомых, значительно превышает таковую яда обыкновенных, не питающихся насекомыми, но при этом внутривидовые различия между подвидами одного вида (*V. r. renardi* и *V. r. bashkirovi*, *V. b. berus* и *V. b. nikolskii*) выражены слабо. Результаты определения ЛД₅₀ ядовитого секрета исследуемых подвигов гадюк на мышах и сверчках не противоречат предположению о связи токсичности ядовитого секрета гадюк с особенностями их спектра питания.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Аль-Завахра Х.А.* Змеи Татарстана: Дис. ... канд. биол. наук. – Казань: Казанский ГУ, 1992. – 130 с.
2. *Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л.* Ресурсы ядовитых змей фауны России // *Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами: Сб. науч. статей.* – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. – С. 147–157.
3. *Ануфриев В.М., Бобрецов А.В.* Амфибии и рептилии / Фауна европейского Северо-Востока России. Т. IV. – СПб.: Наука, 1996. – 130 с.
4. *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.
5. *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.
6. *Бакиев А.Г.* Таксономический состав и охрана гадюковых змей Волжского бассейна // *Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии.* – 2013. – Т. 22, № 4. – С. 87–94.
7. *Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Гелашвили Д.Б. и др.* Гадюки (Reptilia: Serpentes: Viperidae: *Vipera*) Волжского бассейна. Часть 1. – Тольятти: Кассандра, 2015. – 234 с.
8. *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.
9. *Бакиев А.Г., Литвинов Н.А., Шуришина И.В.* О питании восточной степной гадюки *Vipera renardi* (Christoph, 1861) в Волжском бассейне // *Совр. герпетология.* – 2010. – Т. 10, вып. 1/2. – С. 54–56.

10. Бакиев А.Г., Маленев А.Л. Проблема рационального использования гадюковых змей в России: регламентация размерно-полового состава отлавливаемых для серпентариев обыкновенных гадюк // Тр. IV Всерос. науч.-практ. конф. «Новое в экологии и безопасности жизнедеятельности». – СПб.: Балт. гостех. ун-т, 1999. – Т. 3. – С. 304.

11. Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Зайцева О.В., Шуришина И.В. Змеи Самарской области. – Тольятти: Кассандра, 2009. – 170 с.

12. 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, 1995а. – С. 33–37.

13. Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Песков А.Н. Эксплуатация обыкновенной гадюки и гюрзы в Тольяттинском серпентарии // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1995б. – С. 3–4.

14. 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.

15. 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.

16. Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. – М.: Просвещение, 1977. – 414 с.

17. Башкиров [И.С.] Ив. О степной гадюке (*Coluber renardi* Christ.) в Татарской республике // Труды Студ. Науч. Кружка «Любители природы» в г. Казани. – Казань, 1929. – Вып. 3. – С. 143–144.

18. Беленький М.Л. Элементы количественной оценки фармакологического эффекта. – Л.: Медгиз, 1963. – 152 с.

19. Белова З.В. Размещение и изменение численности обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) в Дарвинском заповеднике // Охрана и рациональное использование рептилий: Сб. науч. тр. ЦНИЛОП МСХ СССР. – М., 1978. – С. 13–25.
20. Бережной О.А. Выращивание и содержание змей из семейства гадюковых (*Viperidae*) на искусственных гранулированных кормах // Вопросы герпетологии. – Киев: Наукова думка, 1989. – С. 29–30.
21. Богданов О.П. Питание степной гадюки в окрестностях ст. Отар (Чу-Илийское междуречье) // Герпетология Средней Азии. – Ташкент: ФАН, 1968. – С. 48–51.
22. Богданов О.П., Шарифов Ф.Г. Содержание кавказской гюрзы в неволе // Герпетология. – Краснодар, 1979. – С. 100–122.
23. Божанский А.Т. Биология, охрана и рациональное использование обыкновенной и кавказской гадюк: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М.: ВНИИПрирода, 1986. – 21 с.
24. Божанский А.Т. Гадюка Никольского *Vipera nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986 // Красная книга Российской Федерации (животные). – М.: АСТ; Астрель, 2001. – С. 348–349.
25. Божанский А.Т. Гадюка Никольского *Vipera nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986 // Красная книга Волгоградской области. – Т. 1. Животные. – Волгоград: ООО «Изд-во Волгоград», 2004. – С. 91.
26. Божанский А.Т., Никеров Ю.Н. Материалы к атласу рептилий Астраханской области (информационный сборник). Вып. 3. – Астрахань, 1994. – С. 30–48.
27. Божанский А.Т., Полынова Г.В. Проект регионального списка рептилий Красной книги Астраханской области // Проблемы сохранения биоразнообразия аридных регионов России: Материалы международной научно-практической конф. – Волгоград: Изд-во ВолГУ, 1998. – С. 57–59.
28. Быков А.В., Линдельман Г.В., Лопушков В.А. Фауна млекопитающих, птиц, рептилий и амфибий заволжской глинистой

полупустыни // Животные глинистой полупустыни Заволжья (конспекты фаун и экологические характеристики). – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2009. – С. 13–61.

29. *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.

30. *Ведмедеря В.И., Грубант В.Н., Рудаева А.В.* К вопросу о названии черной гадюки лесостепи европейской части СССР // Вестн. Харьков. ун-та. – 1986. – № 288. – С. 83–85.

31. *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 // Совр. герпетология: Сб. науч. тр. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2006. – Т. 5/6. – С. 41–49.

32. *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.

33. *Гаранин В.И.* К экологии гадюки в Татарской АССР и сопредельных участках Волжско-Камского края // Охрана природы и биогеоценология. – Вып. 2 – Казань: Казанский ГУ, 1977. – С. 76–79.

34. *Гаранин В.И.* Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. – М.: Наука, 1983. – 175 с.

35. *Гаранин В.И.* Пресмыкающиеся // Попов В.А., Лукин А.В. Животный мир Татарии. Позвоночные. – Изд. 3-е. – Казань: Таткнигоиздат, 1988. – С. 63–69.

36. *Гаранин В.И.* Возможности и перспективы сохранения офидиофауны в Волжско-Камском крае // Актуальные проблемы

герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 1. – Тольятти, 1995. – С. 21–27.

37. 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 СамНЦ РАН, 2004. – С. 61–90.

38. Гаранин В.И., Щербак Н.Н. Изучение биотопов // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. – Киев, 1989. – С. 111–117.

39. Гелашвили Д.Б., Крылов В.Н., Романова Е.Б. Зоотоксикология: биоэкологические и биомедицинские аспекты. Учебное пособие. – Нижний Новгород: Изд-во ННГУ, 2015. – 770 с.

40. Гелашвили Д.Б., Силкин А.А., Безруков М.Е., Логинов В.В. Острая токсичность яда гадюковых змей, содержащихся в Тольяттинском серпентарии // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1995. – С. 13–15.

41. Гордеев Д.А. Видовой состав и биологические особенности чешуйчатых Волгоградской области: Дис. ... канд. биол. наук. – Волгоград: Волгоград. гос. соц.-пед. ун-т, 2012. – 164 с.

42. Гордеев Д.А. Эколого-морфологическая характеристика гадюки Никольского (*V. nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986) на юге ареала // Совр. герпетология: проблемы и пути их решения. Статьи по материалам докладов Первой междунар. молодежной конф. герпетологов России и сопредельных стран. – СПб., 2013. – С. 77–81.

43. Гордеев Д.А., Прилипко Н.И., Колякина Н.Н., Жакупова Г.А. Эколого-морфологическая характеристика популяции восточной степной гадюки (*Vipera (Pelias) 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.

44. Горелов Р.А., Маленев А.Л., Атяшева Т.Н., Гордеев Д.А., Прилишко С.К. Токсичность ядовитого секрета гадюк *Vipera renardi* и *V. berus* для ящериц // Изв. Самар. НЦ РАН – 2016. – Т. 18. – № 5 (3). – С. 415–418.
45. Грубант В.Н., Рудаева А.В., Ведмедеря В.И. Выращивание молоди гадюки обыкновенной в неволе // Экология. – 1972. – № 5. – С. 85–87.
46. Грубант В.Н., Рудаева А.В., Ведмедеря В.И. Перспективный метод выращивания обыкновенной гадюки // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1973. – С. 71–73.
47. Давлятов Я.Д. Видовые и внутривидовые особенности в спектре и свойстве ядов змей // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 45–46.
48. Давлятов Я.Д. Некоторые результаты изучения изменчивости ядов змей // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1985. – С. 65.
49. 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.
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.
51. 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.
52. Дунаев Е.А., Орлова В.Ф. Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель. – М.: Изд-во «Фитон+», 2012. – 320 с.
53. Дунаев Е.А., Орлова В.Ф. Змеи. Виды фауны России. Атлас-определитель. – М.: Фитон XXI, 2014. – 120 с.
54. Дунаев Е.А., Орлова В.Ф. Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель. Изд. 2-е, перераб. и доп. – М.: Фитон XXI, 2017. – 328 с.

55. Дунаев Е.А., Орлова В.Ф. Змеи. Представители фауны России: Карманный справочник. – М.: ООО «Фитон XXI», 2018. – 120 с.
56. Ермаков О.А. Земноводные и пресмыкающиеся Пензенской области: Методические рекомендации. – Пенза, 1997. – 40 с.
57. Ефимов Р.В. Эколого-генетическая характеристика гадюковых змей (Reptilia, Viperidae) в Нижнем Поволжье и на сопредельных территориях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Саратов: Саратовский гос. ун-т, 2008. – 18 с.
58. Ефимов Р.В., Завьялов Е.В., Великов В.А., Табачишин В.Г. Генетическая дивергенция популяций *Vipera berus* и *Vipera nikolskii* (Reptilia: Viperidae, *Vipera*) Нижнего Поволжья и сопредельных территорий по результатам секвенирования генов цитохромоксидазы III и 12S рибосомной РНК // Генетика. – 2008а. – Т. 44, № 2. – С. 283–286.
59. 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». – 2008б. – Т. 17, № 4. – С. 718–722.
60. Ефимов Р.В., Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. Сравнительная генетическая характеристика поволжских популяций обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) и гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*) по результатам секвенирования генов 12S рибосомной РНК и цитохромоксидазы III // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 10. – Тольятти, 2007. – С. 56–60.
61. Жаркова В.К. Пресмыкающиеся // Животный мир Рязанской области (материалы к фауне Рязанской области). – Рязань, 1971. – С. 55–58.
62. Ждокова М.К. Распространение и некоторые аспекты морфологии степной гадюки *Vipera ursinii* в Калмыкии // Совр. герпетология: Сб. науч. тр. – Т. 2. – Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2003. – С. 143–147.

63. Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. Современное состояние и особенности биологии *Vipera nikolskii* на охраняемых территориях северной части Нижнего Поволжья // Роль охоронюваних природних територій у збереженні біорізноманіття: Матеріали наукової конференції, присвяченої 75-річчю Канівського природного заповідника. – Канів, 1998. – С. 182–183.

64. Завьялов Е.В., Кайбелева Э.И., Табачишин В.Г. Сравнительная кариологическая характеристика гадюки Никольского (*Vipera (Pelias) nikolskii*) из пойм малых рек Волжского и Донского бассейнов // Совр. герпетология: Сб. науч. тр. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2006а. – Т. 5/6. – С. 100–103.

65. Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. Современное состояние и особенности биологии *Vipera nikolskii* на охраняемых территориях северной части Нижнего Поволжья // Роль охоронюваних природних територій у збереженні біорізноманіття: Матеріали наукової конференції, присвяченої 75-річчю Канівського природного заповідника. – Канів, 1998а. – С. 182–183.

66. 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.

67. Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В. Современное распространение и морфологическая характеристика степной гадюки (*Vipera ursinii*) в Поволжье // Вопросы герпетологии. – Пушино; М.: МГУ, 2001. – С. 101–104.

68. Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В. и др. Фондовые коллекции в системе мониторинга герпетофауны / Каталогизация зоологических коллекций. Вып. 2. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2006б. – 96 с.

69. *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.

70. *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.

71. *Захаров А.М.* Ядовитый аппарат и действие яда гадюк и кобр // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1977. – С. 92–93.

72. *Зиненко А.И.* Особенности морфологии *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) и *Vipera nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986 – следствие интрогрессивной гибридизации? // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конф. – Тольятти, 2003. – С. 20–22.

73. *Ильин В.Ю.* Распространение обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Пензенской области // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1995. – С. 18–19.

74. *Кайбелева Э.И., Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В.* Характеристика кариотипа гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*) с территории саратовского Правобережья // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 8. – Тольятти, 2005. – С. 55–57.

75. *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.

76. *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.

77. *Кармышев Ю.В., Табачишин В.Г.* Эколого-морфологическая характеристика крымских и нижеволжских популяций степной гадюки

(*Vipera (renardi) ursinii*) // Змеи Восточной Европы: Материалы международной конференции. – Тольятти, 2003. – С. 26–29.

78. *Куреев В.А.* Земноводные и пресмыкающиеся Калмыкии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Киев: Ин-т зоол. АН УССР, 1982. – 20 с.

79. *Куреев В.А.* Животный мир Калмыкии. Земноводные и пресмыкающиеся. – Элиста: Калмыцкое кн. изд-во, 1983. – 112 с.

80. *Киселев В.Е.* Охраняемые земноводные и пресмыкающиеся Вологодской области: (Методические рекомендации учителю биологии). – Вологда, 1986. – 23 с.

81. *Коросов А.В.* Экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) на Севере (факты и модели). – Петрозаводск: Изд-во Петрозаводского госуниверситета, 2010. – 264 с.

82. *Коросов А.В., Фомичев С.Н.* Структура трофических отношений в островном зооценозе: доминирование обыкновенной гадюки // Вопросы герпетологии. – СПб., 2008. – С. 191–197.

83. *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.

84. *Красавцев Б.А.* Исследование питания амфибий и рептилий: Дис. ... канд. биол. наук. – М.: МГУ, 1938. – 162 с.

85. *Кривошеев В.А.* Эколого-фаунистическая характеристика низших наземных позвоночных Ульяновской области и рекомендации по сохранению их разнообразия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2002. – 18 с.

86. *Кривошеев В.А.* Гадюка степная // Красная книга Ульяновской области (грибы, животные). Т. 1. – Ульяновск: УлГУ, 2004. – С. 163–164.

87. *Кривошеев В.А.* Кадастр фауны: амфибии и рептилии Ульяновской области. Экология и охрана. – Ульяновск: УлГУ, 2006. – 234 с.

88. *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.

89. *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.

90. *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.

91. *Кудрявцев С.В., [Мамет] Мамед С.В., Фролов В.Е.* Рептилии в террариуме. – М.: Хоббикнига; Сельская Новь, 1995. – 253 с.

92. *Куриленко В.Е.* Разведение обыкновенной гадюки в условиях террариума с помощью метода искусственной зимовки // Проблемы общей и молекулярной биологии. – 1987. – № 6. – С. 61–64.

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

94. *Лазарева О.Г.* Змеи Ивановской области: численность, распределение, краткий морфологический и биологический очерк // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 6. – Тольятти, 2003. – С. 63–70.

95. *Ламброс Р.А., Недялков А.Д.* Производство яда гадюки обыкновенной без изъятия змей из природы // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1977. – С. 128–129.

96. *Магдеев Д.В.* Адаптивное поведение степной гадюки на границе ареала // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1995. – С. 35–37.

97. 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.

98. Магдеев Д.В., Павлов С.И. Использование *Vipera ursini* в качестве индикатора состояния степных биотопов // Региональные эколого-фаунистические исследования как научная основа фаунистического мониторинга: Науч.-практ. конф. Тез. докл. – Ульяновск: Изд. Ул. гос. пед. ун-та, 1995. – С. 173–174.

99. Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание четвертое. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2004. – 223 с.

100. Макарова Т.Н., Маленев А.Л. Морфологическая характеристика новорожденных гадюк Ренара *Vipera renardi* из Нижнего Поволжья // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2013. – Т. 22, № 4. – С. 36–39.

101. Макеев В.М. Распространение, экология кобры в Средней Азии и содержание ее в неволе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Ташкент, 1969. – 22 с.

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

103. 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.

104. 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.

105. Маленёв А.Л., Горелов Р.А., Атяшева Т.Н., Бакиев А.Г. Ядоотдача и свойства ядовитого секрета восточной степной гадюки *Vipera renardi* в разное время сезонной активности // Совр. герпетология. – 2016. – Т. 16, вып. 3/4. – С. 129–134.

106. 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.

107. Маленёв А.Л., Горелов Р.А., Макарова Т.Н. и др. Токсинологическая характеристика ядовитого секрета гадюк // Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Гелашвили Д.Б. и др. Гадюки (Reptilia: Serpentes: Viperidae: *Vipera*) Волжского бассейна. Часть 1. – Тольятти: Кассандра, 2015. – С. 156–194.

108. 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 // Совр. герпетология. – 2010. – Т. 10, вып. 3/4. – С. 115–120.

109. Маленев А.Л., Бакиев А.Г., Песков А.Н. Содержание и эксплуатация обыкновенной гадюки в Тольяттинском серпентарии (итоги экспериментальной работы) // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2000. – Т. 2, № 2 (4). – С. 334–338.

110. Маленев А.Л., Зайцева О.В., Шурина 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.

111. Мальчевский А.С. Фауна позвоночных животных узких полезационных лесных полос Заволжья (с точки зрения сложения биоценозов и значения их изменения): Дис. ... канд. биол. наук. – Л.: ЛГУ, 1941. – 286 с.

112. *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.
113. *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.
114. *Мастюцкий С.Э., Шитиков В.К.* Статистический анализ и визуализация данных с помощью R. – М.: ДМК Пресс, 2015. – 496 с.
115. *Мильто К.Д.* Распространение и морфологические особенности черной лесостепной гадюки // Змеи Восточной Европы: Материалы международной конференции. – Тольятти, 2003. – С. 56–57.
116. *Мартино К.В.* Ящеричная змея уничтожает гадюк // Природа. – 1961. – № 9. – С. 109–110.
117. *Никольский А.М.* Фауна России и сопредельных стран: Пресмыкающиеся (Reptilia). – Т. 2. Ophidia. – Петроград, 1916. – 350 с.
118. *Окороков В.И.* Животный мир // Природа Челябинской области. – Челябинск: Южно-Уральское кн. Изд-во, 1964. – С. 159–208.
119. *Окулова Н.М.* К биологии степной гадюки (*Vipera ursini*) в Западном Казахстане // Вопросы герпетологии. – Л., 1981. – С. 93–94.
120. *Орлов Б.Н., Гелашвили Д.Б., Ибрагимов А.К.* Ядовитые животные и растения СССР. – М.: Высш. шк., 1990. – 272 с.
121. *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.
122. *Павлов А.В.* Интенсификация прироста обыкновенной гадюки при клеточном содержании // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 1995. – С. 44–46.
123. *Павлов А.В.* Эколого-морфологическая характеристика обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) в зависимости от условий

естественной и искусственной среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Казань: Казан. гос. ун-т, 1998. – 25 с.

124. 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.

125. Павлов А.В., Бакин О.В. О находках степной гадюки (*Vipera ursinii*) на островах Куйбышевского водохранилища // Вопросы герпетологии. – Пушино-на-Оке, 2001. – С. 220–222.

126. 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 СамНЦ РАН, 2004. – С. 49–61.

127. Павлов А.В., Зиненко А.И., Йогер У. и др. Естественная гибридизация гадюк восточной степной *Vipera renardi* и обыкновенной *V. berus* // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2011а. – Т. 13, № 5. – С. 172–178.

128. 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.

129. 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.

130. Павлов П.В. Змеи заповедника «Приволжская лесостепь» // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 4. – Тольятти, 2000. – С. 12–16.

131. Павлов П.В. Некоторые данные по степной гадюке (*Vipera ursinii*) в заповеднике «Приволжская лесостепь» // Вопросы герпетологии. – Пушино; М.: МГУ, 2001. – С. 219–220.

132. *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.
133. *Павлов П.В.* Гадюки Пензенской области // Экологические исследования в Среднем Поволжье. – Казань, 2004. – С. 75–77.
134. *Павлов П.В., Павлов А.В.* Морфология и отдельные штрихи к экологии обыкновенного ужа и обыкновенной гадюки из Приказанья // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 4. – Тольятти, 2000. – С. 16–20.
135. *Параскив К.П.* Пресмыкающиеся Казахстана. – Алма-Ата: Изд-во АН Казахской ССР, 1956. – 228 с.
136. *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.
137. *Положенцев П.А.* Классы пресмыкающиеся и земноводные // Животный мир Среднего Поволжья (полезные и вредные животные). – Куйбышев: Кн. изд-во, 1937. – С. 91–99.
138. *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.
139. *Попов В.А.* Редкие и исчезающие виды животных Татарии. – Казань: Татар. кн. изд-во, 1978. – 96 с.
140. *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.
141. *Приезжев Г.П., Попова Н.Ю.* Земноводные и пресмыкающиеся // Животный мир Удмуртии. – Ижевск: Удмуртия, 1983. – С. 53–58.

142. Раджабов Б., Ядгаров Т.Я. Причины уменьшения веса яда среднеазиатской и кавказской гюрзы // Проблемы теоретической и прикладной токсикологии. – Ашхабад: Ылым, 1991. – С. 34.

143. Рагозин В.А., Данков М.Ю., Лаптиков Ю.М. Производство змеиногo яда в Московском серпентарии. – М.: Колос, 1978. – [8] с.

144. Рамазанова А.С. Структурно-функциональные исследования новых токсичных белков яда гадюки *Vipera nikolskii*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2011. – 23 с.

145. Ратников В.Ю., Зиненко А.И., Бакиев А.Г., Яковлева Т.И. К истории формирования фауны гадюк Волжского бассейна // Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Гелашвили Д.Б. и др. Гадюки (Reptilia: Serpentes: Viperidae: *Vipera*) Волжского бассейна. Часть 1. – Тольятти: Кассандра, 2015. – С. 43–54.

146. Рузский М. Результаты исследования земноводных и пресмыкающихся в Казанской губ. и местностях с нею смежных. (Предварительный отчет Каз. Общ. Ест.): Приложение к протоколам заседаний Общества Естествоиспытателей при Императорском Казанском Университете, № 139. – 1894. – 8 с.

147. Ручин А.Б. Гадюка обыкновенная *Vipera berus* (L.) // Красная книга Республики Мордовия. – Т. 2. Животные. – Саранск: Морд. кн. изд-во, 2005. – С. 178.

148. Ручин А.Б. К вопросу о питании земноводных и пресмыкающихся в Мордовском заповеднике // Молодой ученый [Электрон. ресурс]. – 2017. – № 1. – С. 496–502. – URL: <https://moluch.ru/archive/135/37754/> (дата обращения: 24.09.2018).

149. Смирновский Б.Н. Ядовитые змеи Казахстана. – Алма-Ата: Казсельхозмаш, 1963. – 64 с.

150. Сорокин М.Г. Класс пресмыкающиеся (Reptilia) // Шапошников Л., Головин О., Сорокин М., Тараканов А. Животный мир Калининской области. – Калинин, 1959. – С. 367–377.

151. Старков В.Г., Уткин Ю.Н. Новые данные о видовой принадлежности гадюк Самарской области // Третья конференция герпетологов Поволжья: Материалы регион. конф. – Тольятти, 2003. – С. 81–82.

152. Табачишин В.Г., Табачишина И.Е., Завьялов Е.В. Современное распространение и некоторые аспекты экологии гадюки Никольского на севере Нижнего Поволжья // Поволж. экол. журн. – 2003. – № 1. – С. 82–86.

153. 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.

154. Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В., Завьялов Е.В., Старожилова Д.А., Шенелев 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 Сарат. ун-та, 1996. – С. 39–70.

155. 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.

156. Терентьев П.В., Чернов С.А. Определитель земноводных и пресмыкающихся. – М.: Сов. наука, 1949. – 340 с.

157. 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.

158. Уголев А.М. Теория адекватного питания и трофология. – Л.: Наука, 1991. – 272 с.

159. 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.

160. 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.

161. 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.

162. Фомина М.И. Экология степной гадюки в Чу-Илийском междуречье и змеепитомнике: Автореф. дис. ... канд.биол.наук. – Ташкент, 1966. – 21 с.

163. Фурман А.А., Хайрутдинов И.З., Гаранин В.И. О содержании степной гадюки Башкирова *Vipera (Pelias) renardi bashkirovi* в неволе // Вопросы герпетологии. Материалы IV съезда Герпетологического о-ва им. А.М. Никольского. – СПб.: Русская коллекция, 2011. – С. 283–287.

164. Хабибуллин В.Ф. Фауна пресмыкающихся Республики Башкортостан. – Уфа: Изд-ие Башкирск. ун-та, 2001. – 128 с.

165. Хлебников В.А. Позвоночные враги промысловых птиц и зверей Астраханского края // Астрахань и Астраханский край. Сб. 1. – Астрахань: Коммунист, 1924. – С. 39–82.

166. Чан Кьен. Систематика и экология обыкновенной гадюки *Vipera berus* (Linné, 1758): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л.: ЛГУ, 1967. – 14 с.

167. Чегодаев А.Е. Змеи как они есть / Новое в жизни, науке, технике. – Сер. «Биология»; № 9. – М.: Знание, 1990. – 63 с.

168. Чернов С.А. Пресмыкающиеся – Reptilia // Животный мир СССР. – Т. 4. Лесная зона. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – С. 204–219.

169. Чернов С.А. Эколого-фаунистический обзор пресмыкающихся юга междуречья Волга–Урал // Труды Зоол. ин-та АН СССР. – Т. XVI. – 1954. – С. 137–158.

170. 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.

171. Шитиков В.К., Маленёв А.Л., Горелов Р.А., Бакиев А.Г. Модели «доза-эффект» со смешанными параметрами на примере оценки токсичности яда обыкновенной гадюки *Vipera berus* // Принципы экологии [Электрон. ресурс]. – 2018. – № 2. – С. 150–160. – URL: <http://ecopri.ru/journal/article.php?id=7542> (дата обращения: 24.09.2018).

172. Ширяева И.В. Восточная степная гадюка *Vipera renardi* в Волжском бассейне: морфология, распространение, термобиология, питание, свойства яда: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2011. – 20 с.

173. Шляхтин Г.В., Голикова В.Л. Методика полевых исследований экологии амфибий и рептилий. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1986. – 78 с.

174. 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. – Пущино; М.: МГУ, 2001. – С. 347–349.

175. 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.

176. 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.

177. Щербак Н.Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. – Киев: Наукова думка, 1966. – 240 с.

178. Яд гадюки обыкновенной сухой. Временная фармакопейная статья: ВФС 42-3026-98. – М., 1998а. – 23 с.

179. Яд гадюки степной сухой. Временная фармакопейная статья: ВФС 42-3025-98. – М., 1998б. – 23 с.
180. Яды змеиные сухие: Технические условия ТУ 210 РСФСР 40-77. – М., 1977. – 9 с.
181. Яковлев А.Г., Яковлева Т.И., Бакиев А.Г., Горелов Р.А. Субрецентные мелкие позвоночные (амфибии, рептилии, млекопитающие) из современных отложений природного парка «Щербаковский» // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2015. – Т. 17, № 4 (5). – С. 905–908.
182. Agrimi U., Luiselli L. Feeding strategies of the viper *Vipera ursinii ursinii* (Reptilia: Viperidae) in the Apennines // Herp. J. – 1992. – №2. – P. 37–42.
183. Arikan H., Keskin N.A., Çevik İ.E., Ilgaz Ç. Age-dependent variations in the venom proteins of *Vipera xanthina* (Gray, 1849) (Ophidia: Viperidae) // Turkiye Parazitol. Derg. – 2006. – V. 30. – P. 163–165.
184. Atlas of amphibians and reptiles in Europe. – Paris: Societas Europaea Herpetologica and Museum National d'Histoire Naturelle, 1997. – 496 p.
185. 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/IIB: Schlangen (Serpentes) III. Viperidae. – Wiebelsheim: AULA-Verlag, 2005. – S. 293–309.
186. Calderón L., Lomonte B., Gutiérrez J.M., Tarkowski A., Hanson L.Å. Biological and biochemical activities of *Vipera berus* (European viper) venom // Toxicon. – 1993. – V. 31. – P. 743–753.
187. Calmette A. Venoms; Venomous Animals and Antivenomous Serum-therapeutics. – New York: William Wood and company, 1908. – 403 p.
188. Chippaux J.P., Williams V., White J. Snake venom variability: methods of study, results and interpretation // Toxicon. 1991. – V. 29. – P. 1279–1303.
189. Christoph H. PELIAS RENARDI mihi // Bull. de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. – Т. XXXIV, № IV. – 1861. – P. 599–606.

190. *Finney D.J.* Probit Analysis. – Cambridge: Cambridge University Press, 1971. – 333 p.
191. *Glenn J.L., Straight R., Snyder C.C.* Yield of venom obtained from *Crotales atrox* by electrical stimulation. – *Toxicon*. – 1972. – V. 10. – P. 575–579.
192. *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.
193. *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.
194. *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.
195. *Luiselli L.* *Vipera berus berus* // *Bull. Soc. Herpetol. Fr.* – 1990. – № 54. – P. 80.
196. *Mackessy S.* Venom ontogeny in the Pacific rattlesnakes *Crotalus viridis helleri* and *C. v. oreganus* // *Copeia*. 1988. – V. 1. – P. 92–101.
197. *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.
198. *Malina T.* Venom variations and their clinical significance in case of an isolated population of the common adder (*Vipera berus*) in Eastern Hungary. Debrecen, 2015. – 100 p.
199. *Mejakoff A.* Quelques observations sur les reptiles du gouvernement de Wologda // *Bull. de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. – 1857. – T. XXX, № IV. – P. 581–590.

200. *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.

201. *Minton S.A., Weinstein S.A.* Geographic and ontogenic variation in venom of the western diamondback rattlesnake (*Crotalus atrox*) // *Toxicon*. – 1986. – V. 24, № 1. – P. 71–80.

202. *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.

203. *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.

204. *Nedospasov A.A., Rodina E.V.* Age changes of *Vipera berus* venom amidolytic activity // *Toxicon*. – 1992. – Vol. 30. – P. 1505–1508.

205. *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.

206. *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, Calci (Pisa, Italy): Abstract Book*. – Pisa: Museum Natural History and Territory, University of Pisa, Italy, 2010. – P. 50–51.

207. *Peskov A., Pavlov A., Garanin V., Bakiev A., Malenyov A.* On hybridization of genus *Vipera* in the Volga River basin // *World Congress of Herpetology [Electronic resource]*. – Vancouver, 2012. – P. 552. – URL: http://wch2012vancouver.com/files/World_Congress_of_Herpetology_2012_Abstracts.pdf

208. *Pomianowska-Pilipiuk I.* Energy balance and food requirements of adult vipers *Vipera berus* L. // *Ekol. pol.* – 1974. – 22. – P. 195–211.

209. *Ramazanova A.S., Zavada L.L., Starkov V.G. et al.* Heterodimeric

neurotoxic phospholipases A₂ – the first proteins from venom of recently established species *Vipera nikolskii*: implication of venom composition in viper systematics // *Toxicon*. – 2008. – V. 51. – P. 524–537.

210. *Ritz C., Streibig J.C.* Bioassay analysis using R // *Journal of Statistical Software*. 2005. V. 12. P. 1-22.

211. *Russell F.E.* Pharmacology of animal venoms // *Clinical Pharmacology and Therapeutics*. – 1967. – Vol. 8. – P. 849–873.

212. *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.

213. *Schöttler W.H.A.* On the Stability of Desiccated Snake Venoms // *Journal of Immunology*. – 1951. – Vol. 67. – P. 299–304.

214. *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.

215. *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.

216. *Zinenko O., Stümpel N., Tuniev B.S et al.* Phylogeny of small European vipers // *SEH European Congress of Herpetology and DGHT Deutscher Herpetologentag: Abstract book*. – Luxembourg; Trier, 2011. – P. 72–73.

217. *Zinenko O., Turcanu V., Strugariu A.* Distribution and morphological variation of *Vipera berus nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986 in Western Ukraine, The Republic of Moldova and Romania // *Amphibia-Reptilia*. – 2010. – V. 31. – P. 51–67.