

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

На правах рукописи



КЛЁНИНА АНАСТАСИЯ АЛЕКСАНДРОВНА

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

Специальность 03.02.08 – экология (биология) (биологические науки)

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук, доцент
Бакиев А.Г.

Тольятти – 2015

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1. К ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ МОРФОЛОГИИ, ПИТАНИЯ И РАЗМНОЖЕНИЯ УЖОВЫХ ЗМЕЙ ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА	8
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	13
ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРКТЕРИСТИКА	18
<i>3.1. Особенности окраски</i>	18
<i>3.2. Определение пола у молодых особей</i>	26
<i>3.3. Возрастные изменения пропорций тела</i>	31
ГЛАВА 4. ПИТАНИЕ	37
ГЛАВА 5. РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ	60
<i>5.1. Размер и масса беременных самок</i>	60
<i>5.2. Сроки откладки яиц / яйцеживорождения</i>	70
<i>5.3. Количество потомства</i>	74
<i>5.4. Размеры яиц</i>	82
<i>5.5. Инкубация кладок</i>	90
<i>5.6. Размеры и масса детёнышей</i>	97
<i>5.7. Корреляционные связи репродуктивных характеристик</i>	105
ВЫВОДЫ	139
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	140

ВВЕДЕНИЕ

Волжский бассейн достоверно населяют ужовые змеи (семейство Colubridae), относящиеся к семи видам (рис. 1–7): обыкновенный уж *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758); водяной уж *N. tessellata* (Laurenti, 1768); обыкновенная медянка *Coronella austriaca* Laurenti, 1768; узорчатый полоз *Elaphe dione* (Pallas, 1773); палласов полоз *E. sauromates* (Pallas, 1814); каспийский полоз *Hierophis caspius* (Gmelin, 1789); ящеричная змея *Malpolon monspessulanus* (Hermann, 1804). Установление современного видового состава ужовых, населяющих Волжский бассейн, закончилось в научной литературе менее чем 90 лет назад (Бакиев, Клёнина, 2015) (табл. 1). До недавнего времени палласова полоза считали подвидом четырехполосого полоза *Elaphe quatuorlineata* (Lacépède, 1789), а желтобрюхого полоза относили к роду *Coluber* Linnaeus, 1758 (в рамках которого рассматривались представители рода *Hierophis* Fitzinger, 1834).

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

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

Первые упоминания в литературных источниках видов ужовых змей
для Волжского бассейна (из: Бакиев, Клёнина, 2015)

Современное название вида	Название в литературном источнике	Место встречи	Источник
обыкновенный уж <i>Natrix natrix</i> (Linnaeus, 1758)	уж <i>Coluber natrix</i>	правобережье р. Сура в окрестностях г. Курмыш (ныне с. Курмыш Пильнинского р-на Нижегородской обл.)	Лепехин, 1771, с. 96
	die Otter (<i>Natrix</i>)	Samara (г. Самара)	Pallas, 1771, S. 157
водяной уж <i>Natrix tessellata</i> (Laurenti, 1768)	rothbunte Schlangen (в переводе с нем.: красно-пестрые змеи)	Волга у Самары напротив середины Соковской горы	Olearius, 1647, S. 226
обыкновенная медянка <i>Coronella austriaca</i> Laurenti, 1768	<i>Coronella laevis</i> , <i>Coronella austriaca</i>	prope Casanum, ad Volgam (в переводе с лат.: вблизи Казани, у Волги)	Eichwald, 1831, p. 175
узорчатый полоз <i>Elaphe dione</i> (Pallas, 1773)	<i>Coluber Eremita</i>	ostium Volgae, prope Astrachanum (в переводе с лат.: устье Волги у Астрахани)	Eichwald, 1831, p. 174
палласов полоз <i>Elaphe sauromates</i> (Pallas, 1814)	<i>Coluber quatuorlineatus sauromates</i>	Malo, Derbentsky Uluss, Gov. Astrakhan, т.е. Малодербетовский улус Астраханской губ. (экземпляр из коллекции Британского музея естественной истории)	Boulenger, 1894, p. 45, 47
каспийский полоз <i>Hierophis caspius</i> (Gmelin, 1789)	желтопузик <i>Coluber</i>	Яицкая степь около Красного Яра, в кустарниках и пойменных лугах	Лепехин, 1771, с. 513-514
ящеричная змея <i>Malpolon monspessulanus</i> (Hermann, 1804)	ящеричная змея <i>Coelopeltis monspessulana</i>	бугристая степь, задернованные пески и поемные луга в приморской полосе Калмыцкой обл.	Орлов, Фенюк, 1927, с. 49, 54, 59

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

1) выявить половозрастные различия признаков внешней морфологии у разных видов ужовых змей;

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

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

Теоретическая и практическая значимость работы. Положения, выносимые на защиту, и выводы расширяют сложившееся представление о биологии и экологии змей семейства Colubridae. Выявленные закономерности возрастного изменения пропорций тела у ужовых Волжского бассейна носят, по-видимому, универсальный характер и характерны для других групп рептилий. Впервые доказанная связь между формой яиц и их количеством в кладках, вероятно, также является универсальной для всех яйцекладущих змей. В диссертации приводится оригинальный, репрезентативный первичный материал, характеризующий ужовых змей в Волжском бассейне и пригодный для использования другими герпетологами с целью дальнейшего сравнительного анализа, поиска географических различий. Полученные данные о локальном преобладании в питании водяного ужа инвазионных видов рыб открывают возможности использования этой змеи в регуляции численности вселенцев.

Материалы диссертационного исследования используются в лекционных курсах и семинарских занятиях Волжского университета им. В.Н. Татищева (г. Тольятти) и Томского государственного университета (г. Томск).

Основные положения, выносимые на защиту:

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

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

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

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

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

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

Апробация работы. Результаты диссертационных исследований докладывались и обсуждались на конференциях: Чтения памяти проф. В.А. Попова (Казань, 2009, 2014), VIII городская научная студенческая конференция «Молодёжь. Наука. Общество» (Тольятти, 2010), Пятый съезд Герпетологического общества им. А.М. Никольского (Минск, 2012), Всероссийская научная конференция «Актуальные проблемы особо охраняемых территорий» (Жигулевск, 2013), Российская научная конференция «Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 5» (Тольятти, 2013), Международная научная конференция «Эктотермные позвоночные Восточной Европы и сопредельных территорий: эволюционные, экологические и природоохранные аспекты» (Тамбов, 2013), IV и V Молодежная научная конференция «Актуальные проблемы экологии Волжского бассейна» (Тольятти, 2013, 2015).

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

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов и списка использованной литературы. Работа изложена на 158 страницах текста, содержит 40 таблиц и 86 рисунков. Список литературы включает 179 источников, в том числе 41 на иностранных языках.

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

ГЛАВА 1. К ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ МОРФОЛОГИИ, ПИТАНИЯ И РАЗМНОЖЕНИЯ УЖОВЫХ ЗМЕЙ ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА

Валериан Иванович Гаранин (1983) подразделяет исследования герпетофауны Волжско-Камского края на 3 периода. Первый период – фаунистических исследований – начинается с первого издания «Топографии Оренбургской» (Рычков, 1762) и охватывает около 160 лет, до 1920-х гг., второй период – фаунистических и экологических исследований – заканчивается в 1950-х гг., третий период – экологических и биогеоценологических исследований – занимает последние десятилетия.

Львом Яковлевичем Боркиным (2003) выделяются в нашей стране (под которой им понимается и Российская империя, и Советский Союз, и Российская Федерация) 6 периодов развития герпетологии:

- 1) период предистории (от Киевской Руси до начала XVIII в.);
- 2) переходный до-линнеевский период (до выхода в 1758 г. 10-го издания «Systema Naturae» или, точнее, до применения бинарной номенклатуры);
- 3) период становления герпетологии, разделенный предполагаемым годом издания «Zoographia Rosso-Asiatica» (Pallas, [1814]) на этап академических экспедиций из Петербурга (эпоха Палласа) и этап географической диверсификации центров герпетологических исследований (под диверсификацией Боркин подразумевает увеличение разнообразия);
- 4) период оформления герпетологии как самостоятельной дисциплины, включающий этапы (эпохи) А.А. Штрауха (1860–1895 гг.) и А.М. Никольского (1895–1918 гг.);
- 5) период советской герпетологии, состоящий из двух этапов: этапа институционального роста, или эпохи Терентьева – Чернова (начинается, по мнению Боркина, в 1921 г.) – с двумя подэтапами, разделенными 1949 г., когда появилось третье издание определителя Терентьева и Чернова, – и этапа ее расцвета (1965–1991 гг.), начало которому положили создание Герпетологического комитета при АН СССР и проведение герпетологической конференции в Ленинграде (1964 г.);

б) период постсоветской герпетологии.

Боркин (2003) при выделении периодов в развитии отечественной герпетологии «старался использовать как когнитивные, так и институциональные черты» (с. 8). Разумеется, эта периодизация, как и другие схемы, упрощает ход этой истории.

В настоящей диссертации при обсуждении полученных данных привлекаются сведения из работ, опубликованных в основном в советский и постсоветский периоды. Поэтому в качестве исторической справки приведем в хронологическом порядке обзор более ранних публикаций с оригинальными сведениями о морфологии, питании и размножении ужовых Волжского бассейна.

Ибн-Фадлан (X в.) уделяет некоторое внимание морфологическим характеристикам змей в описании путешествия к волжским булгарам (Путешествие Ибн-Фадлана..., 1939). Он был секретарем посольства багдадского халифа к царю волжских болгар и в мае 922 г прибыл с посольством в Болгар. Судя по следующей цитате, относящейся к окрестностям Болгара, Ибн-Фадлана поразили гигантские размеры одной змеи: «Я видел, что змей у них такое множество, что вот на ветке дерева право же накрутился десяток из них и более. Они не убивают их, и они (змеи) им не вредят, так что, право же, как-то я увидел в одном месте длинное дерево, длина которого была более ста локтей. Оно уже упало, и вот я вижу, что ствол его огромный чрезвычайно. Я остановился, глядя на него, и тогда оно задвигалось, и меня испугало это. Я посмотрел на него внимательно и вот, (вижу) на нем змея, подобная ему по толщине и длине. Когда же она увидела меня, она спустилась с него (дерева) и скрылась между деревьями» (цит. по переводу под ред. И.Ю. Крачковского: Путешествие Ибн-Фадлана..., 1939, с. 72). «Свои реалистичные описания Ибн-Фадлан иногда дополнял фантастическими элементами и, вероятно, сильно преувеличил размеры змеи, спустившейся с дерева» (Гаранин, Бакиев, 2012, с. 6). Если относиться к написанному арабским путешественником Ибн-Фадланом достаточно серьезно, то, не пытаясь точно определить упомянутые автором виды змей, можно предполагать, что в X в. несколько видов полозов распространялись севернее, чем в настоящее

время. В частности, это могли быть полозы узорчатый *Elaphe dione*, менее вероятно – палласов *E. sauromates* и желтобрюхий *Hierophis caspius*. Нынешнее Татарстанское Закамье тогда представляло собой территорию более остепненную, где, однако, степи перемежались с лесными участками, а фауна была более богатой по видовому составу.

Краткое описание особенностей окраски одного из видов ужовых Волжского бассейна приводит Адам Эльшлегер (более известный под псевдонимом Адам Олеарий), немецкий путешественник родом из Саксонии. Он упоминает «rothbunte Schlangen» (Olearius, 1647, S. 226) – т.е. красно-пестрых змей – в записи, относящейся к окрестностям г. Самара. Запись датирована им 27 августа 1636 г. Упомянутые Олеарием змеи – это водяные ужи *Natrix tessellata*. Данный вид до сих пор встречается в названном Олеарием месте, около нынешней границы Кировского и Красноглинского городских районов Самары (Бакиев и др., 2009).

Иван Иванович Лепёхин, руководитель второго оренбургского отряда академической экспедиции 1768–1775 гг., в записях, датированных им 9–18 августа 1769 г. и относящихся к «Яицкой степи», приводит морфологическое описание «желтопузика» (каспийского полоза) по экземпляру длиной «в пять Парижских футов»: «Изподъ весь даже до конца светложелтый. Спина и бока покрыты осьмнадцатью рядами чешуи, которой середина желтая, а края темныя; отъ чего производят желтыя и темныя длинныя полосы попеременно. Глаза шароватыя светлоголубые; на брюхе имеет сто девяносто восемь щитовъ; хвостъ отъ прохода до конца покрыт двумя рядами чешуи, изъ которых каждый рядъ составляетъ по сту чешуекъ (Лепехин, 1771, с. 513–514). Можно заметить, что описывая виды, среди которых были и никем ранее не описанные, Лепёхин не присваивал им биномиальные латинские названия, и, как следствие, Лепёхину не принадлежит авторство научных названий описанных им таксонов. Примером такого таксона может служить и каспийский полоз *Hierophis caspius* (Gmelin, 1789): впервые описание змеи данного вида с указанием принадлежности к линнеевскому роду *Coluber* опубликовано в 1771 г. в печатной работе И.И. Лепёхина. Позже, приведя морфологическую характеристику каспийского полоза, сделанную Лепёным,

биномиальное название *Coluber caspius* присвоил виду Иоганн Фридрих Гмелин в отредактированном и дополненном им, так называемом 13-ом – посмертном – издании «Systema Naturae» Линнея (Gmelin, 1789, p. 1112).

Николай Сергеевич Всеволожский (Vsevolojsky, 1812) описывает двухголовый экземпляр обыкновенного ужа из Астраханской губернии, употребляя по отношению к данному виду два бинomensа с фамилиями авторов описаний – «*Coluber torquatus* Lacépède» и «*Coluber Natrix*, Linnaei» (p. 284). Всеволжскому живой молодой уж с двумя головами был привезен генералом Герхардом (Ghérhard), вернувшимся с экскурсии. Сообщается, что, по мнению местных жителей, такие змеи с двумя головами относятся к особому виду. Змей этого вида жители называют двуголовиками, причем последние, согласно их повадкам, предпочитают обитать в зарослях шелковицы. Всеволожским отвергается как полностью ложное предположение о видовой самостоятельности двухголовых ужей, но указывается на то, что это эта уродливость не является редкостью.

Нередко яйца ужей считались сельскими жителями «петушиными». По этому поводу Иван Алексеевич Двигубский (1817), изучавший фауну Подмосковья, пишет: «Ужинья яйца, находимые в навозе, подали повод простому народу выдумать смешную сказку, что будто петухи несут сии яйца, из коих и рождаются змеенки» (с. 21). Бытовало также мнение о том, что ужи выдаивают коров. И.А. Двигубским (1817) разоблачается и это заблуждение: «Говорят, что уж очень любит молоко, и даже сосет коров и овец; но последнее без сомнения есть выдумка простаго народа, или обманщиков. Я имел случай в разныя времена держать даже по году множество ужей и давал им молоко, но не приметил, чтобы они имели к нему охоту» (с. 24).

В «Естественной истории Оренбургского края» Эдуард Александрович (Эдуард Фридрих) Эверсманн сообщает (1840, с. 74): «Змей <...> в южных степях водится много, но их видно только весною <...> Змеи преимущественно ищут для пищи небольших четвероногих животных».

В «Хозяйственном описании Пермской губернии» Никита Саввич Попов (1804) отмечает «безвредного змея» обыкновенного ужа под биноменом *Coluber natrix* (с. 265). Об уже говорится, что он иногда размножается «в самих селениях около назьмов и бань» (с. 265), что подтверждает достаточно давнюю синантропизацию этого вида даже на окраинах ареала.

Леонид Павлович Сабанеев (1874) приводит сведения, относящиеся к Тамбовской и Московской губерниям, о времени откладки обыкновенными ужами яиц и появления из них ужат. Яйца он находил с середины июля, а сеголеток отмечал в середине августа (по старому стилю).

К началу XX в. был установлен основной состав ужовых змей Волжского бассейна и опубликованы первые, полученные главным образом из других регионов, сведения по экологии отдельных видов. Многие из этих данных использованы Александром Михайловичем Никольским в сводках по низшим наземным позвоночным России, в том числе и по ужовым змеям (1902, 1905, 1907, 1916).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Данные о морфологии, питании и размножении ужовых змей Волжского бассейна собирали в период с апреля по октябрь 2009–2014 гг. Отлов змей проводили в г. Самара и 10-ти административных районах пяти областей – Астраханской, Волгоградской, Самарской, Саратовской и Ульяновской (рис. 8, табл. 2).

У пойманных особей учитывали следующие морфологические признаки: *L.corp.* – длина туловища с головой (тела без хвоста) у выпрямленной змеи (от кончика морды до переднего края клоакального отверстия); *L.cd.* – длина хвоста (от переднего края клоакального отверстия до кончика хвоста); *L.corp./L.cd.* – отношение длины тела без хвоста к длине хвоста; *Ventr.* – количество брюшных щитков от первого вытянутого поперек щитка на горле до анального щитка, не считая последнего; *Scd.* – количество пар подхвостовых щитков, не считая анального.

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

Беременных самок изымали из природы и содержали в террариумных условиях до откладки яиц. Длину (l) и диаметр (d) каждого яйца измеряли в этот же день электронным штангенциркулем (рис. 9А, Б). Жировые яйца при этом не учитывали. У склеенных яиц не всегда удавалось измерить и длину, и диаметр, поэтому количество измерений этих параметров иногда различается. Объем яйца находили по формуле, используемой для нахождения объема вытянутого сфероида: $V = \pi/6 * d^2 * h$, где d – диаметр яйца, h – длина яйца.

Кладки помещали в закрытые пластиковые контейнеры, на треть заполненные вермикулитом, на который клали изолирующую пенопластовую

кювет-подложку. Яйца инкубировали по разработанной методике, исключающей возможность их грибкового поражения (Епланова, Клёнина, 2013). Контейнеры с кладками ставили в темные ящики, оборудованные датчиками, записывающими температуру. Процесс записи осуществлял с помощью логгера, построенного на базе платформы Arduino и подключенного к компьютеру. В качестве сенсоров температуры использовались датчики Dallas DS18B20, работающих по протоколу 1-wire. Плата Arduino производила опрос датчиков, обрабатывала полученные показания и через порт USB осуществляла их передачу в приложение, установленное на ПК. Приложение, в свою очередь, осуществляло запись показаний в текстовый файл. Запись показаний выполнялась с дискретностью 30 минут.

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

Полученные данные обрабатывали в среде MS Excel и StatGraphics (Коросов, Горбач, 2010).

Для расчета коэффициента корреляции брали не средние значения размеров яиц и детенышей, а размеры каждого в отдельности. При обработке малочисленных выборок ($n < 30$) эмпирический коэффициент корреляции r умножали на поправку:

$$1 + \frac{1 - r^2}{2(n - 3)} \cdot$$



Рис. 1. Обыкновенный уж



Рис. 2. Водяной уж



Рис. 3. Обыкновенная медянка



Рис. 4. Узорчатый полоз



Рис. 5. Палласов полоз



Рис. 6. Каспийский полоз



Рис. 7. Ящеричная змея

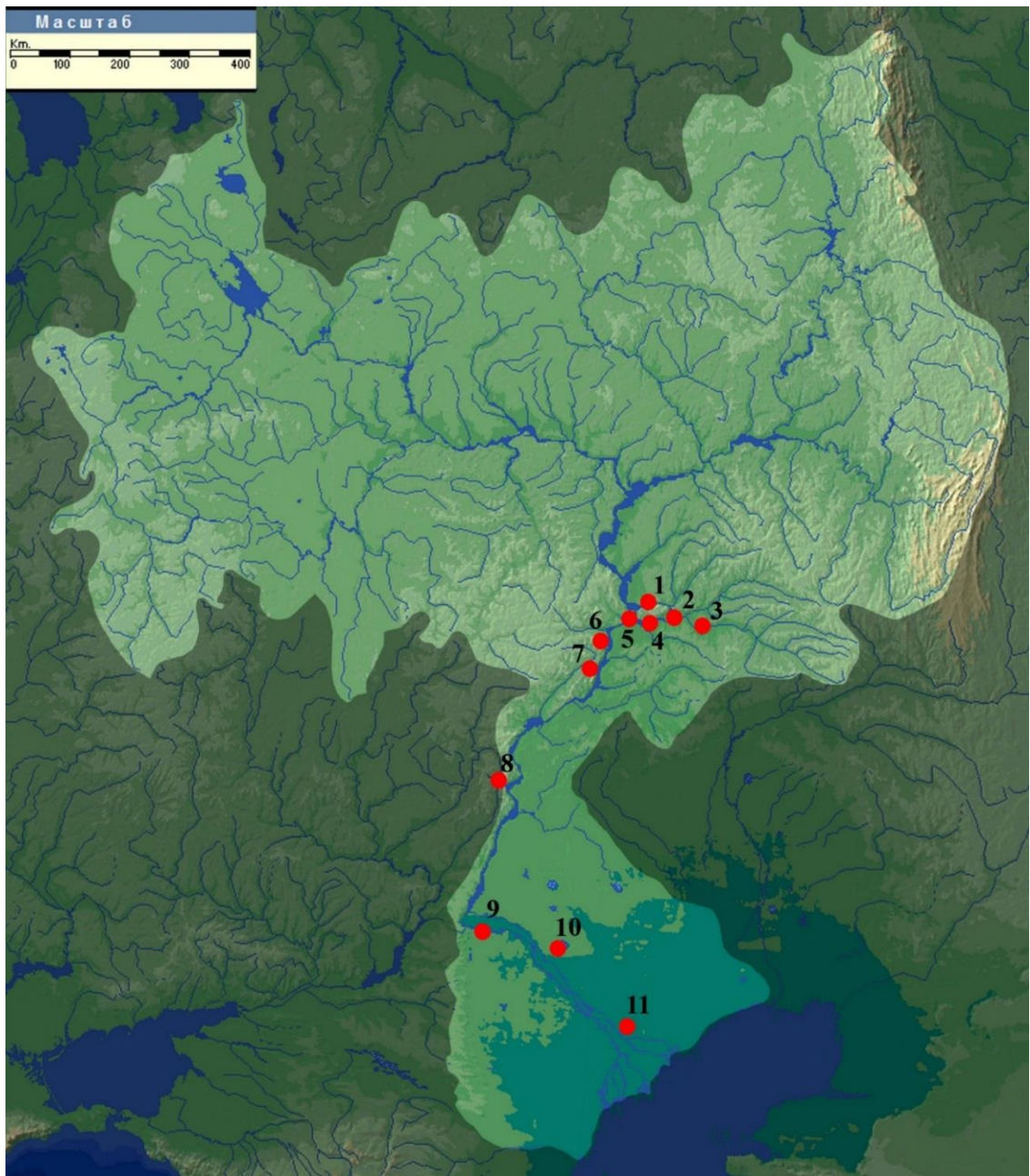


Рис. 8. Места проведения полевых сборов (см. табл. 2)

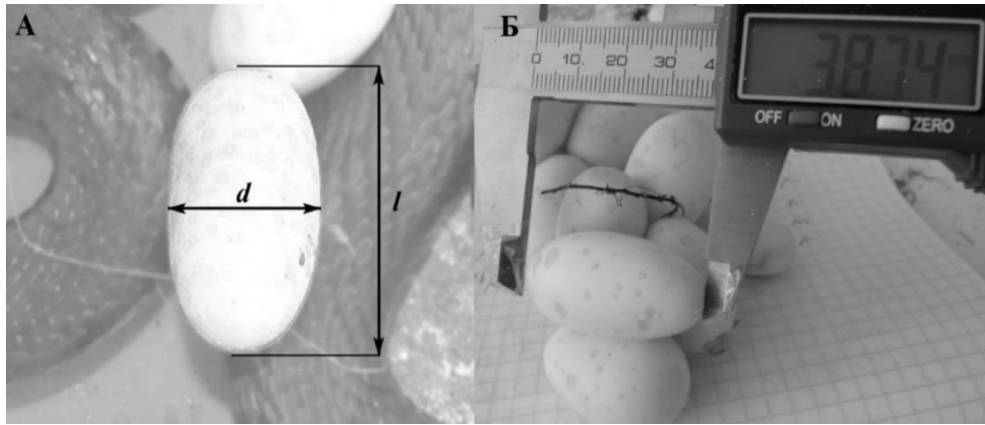


Рис. 9. Промеры змеиных яиц: А – схема промеров яйца (d – диаметр, l – длина), Б – процесс измерения яиц электронным штангенциркулем

Таблица 2

Места и годы проведения полевых сборов

Административная область	Район или город в составе области	Годы полевых работ	№ пункта на рис. 8
Астраханская	Ахтубинский	2014	10
	Красноярский	2013	11
Волгоградская	Камышинский	2013	8
	Светлоярский	2014	9
Самарская	г. Самара	2014	2
	Ставропольский	2012	1
	Волжский	2009–2014	4
	Кинельский	2011	3
	Сызранский	2009–2014	5
Саратовская	Хвалынский	2012	7
Ульяновская	Радищевский	2010–2014	6

ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

3.1. Особенности окраски

Обыкновенный уж. Общая окраска верхней части тела обыкновенного ужа варьирует от светло-серой и оливковой с темными пятнами и полосами, либо без них, до полностью черной (рис. 10А, Б); брюшная сторона окрашена в беловатые, сероватые и черноватые тона (рис. 11, 12).

На голове имеются два заметных светлых пятна, которые плохо заметны или отсутствуют у особей-меланистов. Например, таких пятен не было у 9% из 146 обследованных В.Г. Бакиным обыкновенных ужей на Самарской Луке и прилегающих к ней островах (Бакиев и др., 2004). В Татарстане частота встреч ужей-меланистов достигает 5% (Павлов, Петрова, 2005). Зарубежные исследователи отмечают, что меланизм у обыкновенного ужа зарегистрирован еще не везде. Так, в Черногории обыкновенный уж черной окраски впервые был отмечен в 2014 г. (Gvozdrenović, Schweiger, 2014).



Рис. 10. Варианты окраски обыкновенного ужа: А – типичная окраска, Б – меланист, В – частичный альбинос (фото из: Бакиев и др., 2004)

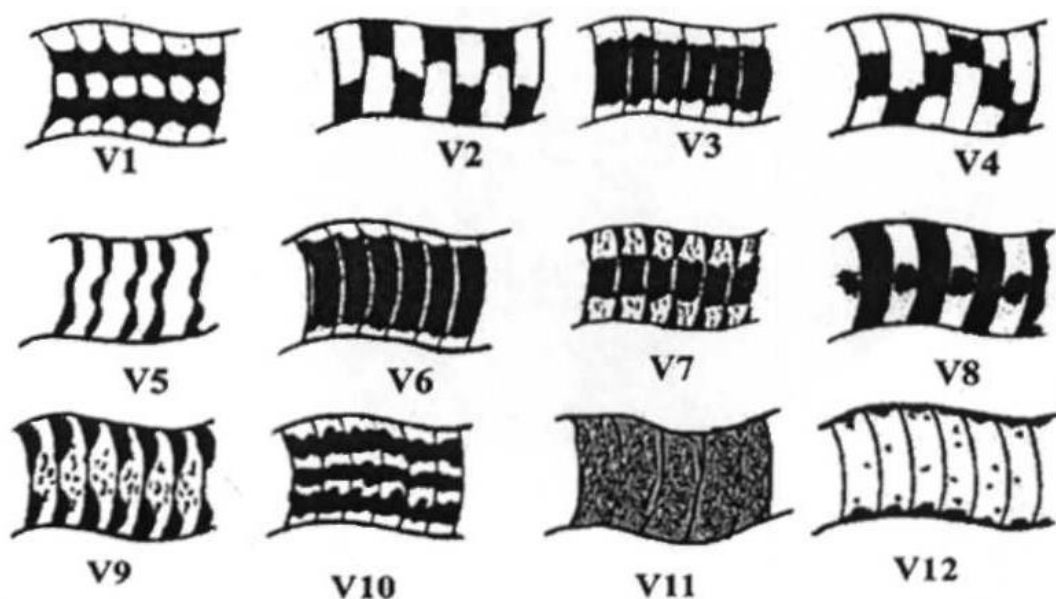


Рис. 11. Основные фенотипы рисунка брюшной поверхности обыкновенного ужа в Нижнем Поволжье (из: Морозенко, 2003, с. 14)

Обозначения: V₁ – две продольных черных полосы; V₂ – шахматный рисунок; V₃ – центральная черная полоса; V₄ – ступенчатый рисунок; V₅ – узкие черные пятна по бокам и в центре каждого щитка; V₆ – широкая черная полоса; V₇ – узкая черная полоса и черные пятна по бокам щитков; V₈ – чередование черных щитков со щитками, имеющими центральные черные пятна; V₉ – щитки с крупными черными пятнами по бокам и с черными крапинками в центре; V₁₀ – три узких черных полосы; V₁₁ – размытый рисунок, фон мраморный; V₁₂ – белые щитки с отдельными черными крапинами

Фотография частичного альбиноса обыкновенного ужа из Татарстана приведена на рис. 10В. В сводных работах о герпетофауне СССР (Банников и др., 1977) и России (Ананьева и др., 1997) при описании особенностей окраски обыкновенного ужа авторы отмечают, что встречаются почти полные альбиносы, но конкретные случаи и подтверждающий их фотоматериал не приводятся.

О находках за пределами Волжского бассейна обыкновенных ужей, которых можно назвать альбиносами, имеются, к примеру, следующие литературные данные. Директором Московского зоопарка И.П. Сосновским сообщается, что «летом 1954 г. в районе станицы Хреновская Воронежской области были пойманы два молодых ужа с резкими отклонениями от обычной окраски. Туловище

кремового цвета было почти прозрачным, глаза – розового цвета, а желтых пятен на голове (характерных для обычных ужей) почти не было заметно» (Альбинизм у животных..., с. 111).

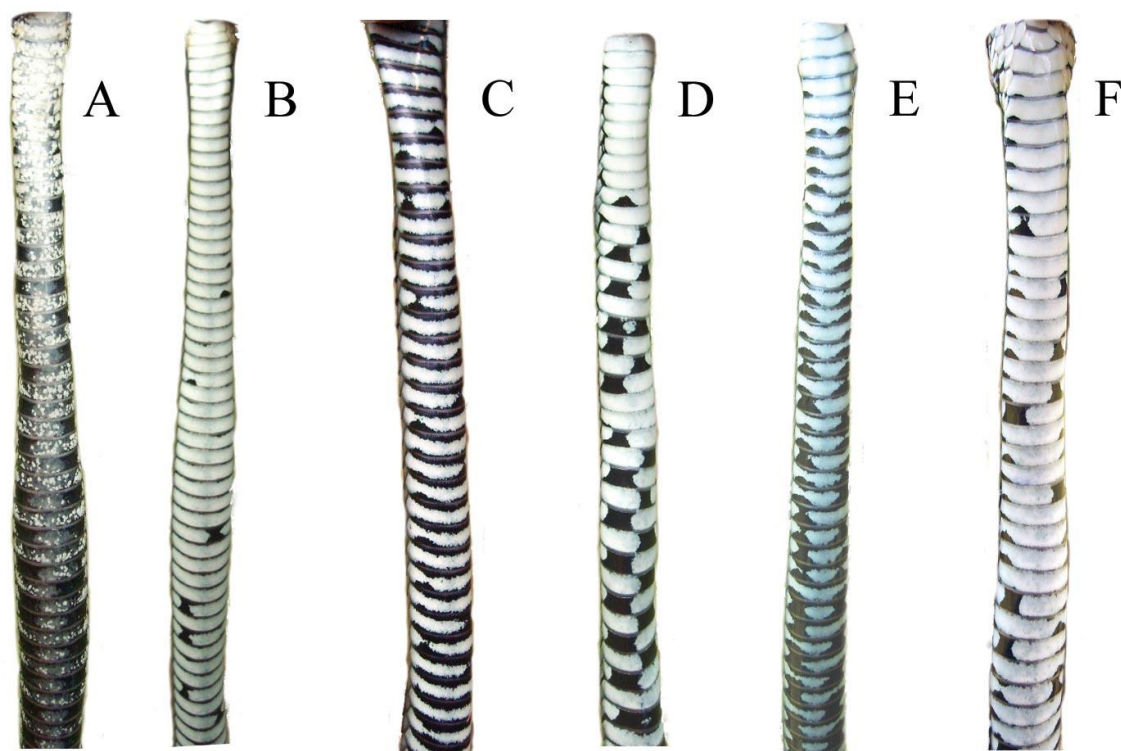


Рис. 12. Вариации рисунка переднебрюшных щитков обыкновенного ужа из национального парка «Чаваш вармане» (из: Владимирова, 2010, с. 121)

Водяной уж. Окраска верхней части тела темная, почти черная, часто с зеленовато-серым или коричневым оттенком (рис. 13). Брюшная сторона может быть окрашена в желтоватые и красноватые тона с более или менее прямоугольными пятнами. У некоторых особей брюхо черное, а яркие элементы окраски имеются только на горле. В Самарской области, на северном пределе распространения вида, преобладают водяные ужи черной окраски. Возможно, что меланизм в данном случае имеет терморегуляционное значение, увеличивая теплопоглощение (Бакиев и др., 2009).



Рис. 13. Варианты окраски водяного ужа: А – типичная окраска, Б – меланист

Альбинизм у водяного ужа, видимо, является большой редкостью. Сведения об альбиносах из Волжского бассейна найти не удалось. Известен экземпляр, добытый 9 августа 1879 г. в северной Италии – самец общей длиной 57 см, полный альбинос; он хранится в Музее Естественной Истории в Павии (Mebert, Henggeler, 2011).

Обыкновенная медянка. Типичная окраска верхней стороны тела обыкновенной медянки – коричневато-бурая, желтовато-бурая, серо-бурая, серо-зеленая, реже красноватая или медная; нижняя сторона – серая, розовая или желтоватая; хвост снизу, как правило, светлее брюха (Бакиев и др., 2009; рис. 14). Сравнительно недавно сообщалось: «Изредка встречаются совершенно черные особи, однако в пределах СССР они неизвестны (Банников и др., 1977, с. 302).

Летом 2014 г. в Красноглинском районе г. Самара А.Г. Бакиевым и Р.А. Гореловым были отловлены обыкновенные медянки, одна из которых имела черную окраску (рис. 15). Данная особь имела размеры *L.corp.* 540 мм, *L.cd.* 94 мм и оказалась беременной самкой. Она содержалась в террариумных условиях и родила 7 августа 8 детенышей, среди которых 5 особей (62,5%) имели обычную, характерную для данного вида окраску, а 3 (37,5%) оказались уже при рождении

меланистами (рис. 16). Окраска, масса, длина туловища с головой *L.corp.* и длина хвоста *L.cd.* потомства в день рождения приведены в табл. 3.



Рис. 14. Типичная окраска обыкновенной медянки



Рис. 15. Пойманная в г. Самара обыкновенная медянка-меланист

По литературным данным, в Самарской области меланисты обыкновенной медянки также встречаются на Самарской Луке и в Красносамарском лесничестве (Бакиев и др., 2004, 2009). В Татарстане черная окраска наблюдается у 50% самцов ($n=8$) и 27,3% самок ($n=11$) (Павлов, Петрова, 2005). В.Ф. Хабибуллин (2001)

сообщает о находках медянок темной окраски в Башкирии: «нам встречались и равномерно-черные экземпляры, которые внешне напоминают гадюк-меланистов, хотя и несколько светлее последних» (с. 67).

Таблица 3

Морфологическая характеристика медянок, рожденных самкой-меланистом обыкновенной медянки из г. Самара

№	Окраска	Масса, г	<i>L.corp.</i> , мм	<i>L.cd.</i> , мм
1	меланист	2,3	153	32
2	меланист	2,4	147	30
3	типичная	2,3	150	32
4	меланист	2,3	155	26
5	типичная	2,2	144	31
6	типичная	2,8	162	28
7	типичная	2,8	153	31
8	типичная	2,3	147	31

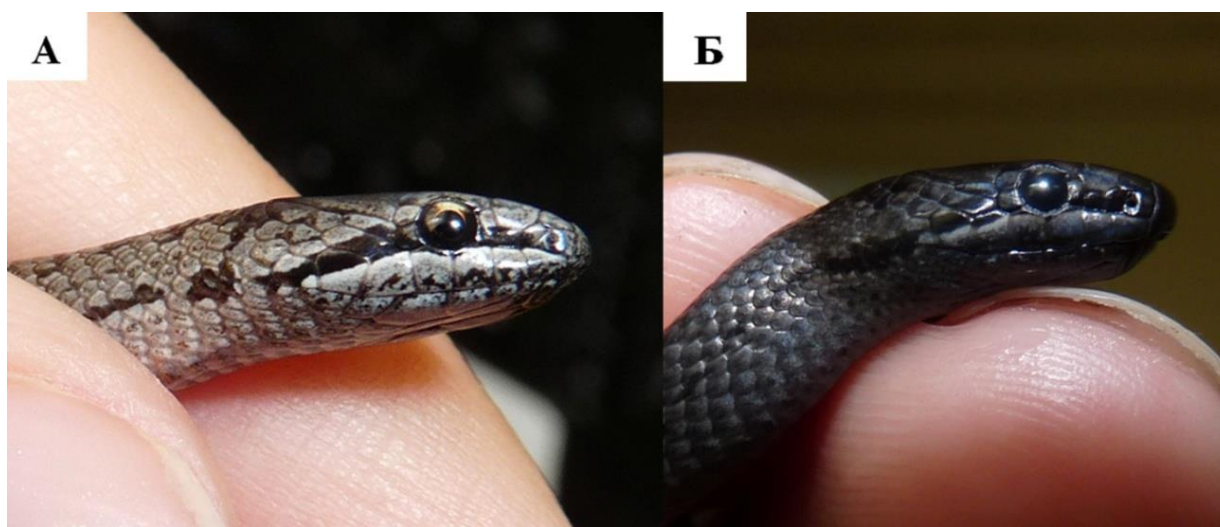


Рис. 16. Окраска головы медянок, рожденных самкой-меланистом: А –типичная окраска, Б – меланист

О встречах медянок черной окраски за границами Волжского бассейна пишут зарубежные авторы. Так, по данным из Англии (Pernetto, Reading, 2009), два самца-меланиста обыкновенной медянки были найдены под искусственными укрытиями на пустоши в графстве Дорсет. Авторы упоминают о нескольких находках

меланистов медянки в Испании и Португалии, делая вывод, что для данной змеи на всем протяжении ее ареала меланизм – довольно редкое явление.

Случаи альбинизма у обыкновенной медянки зарегистрированы только за границами Волжского бассейна, по информации из зарубежных источников. Например, в книге «Змеи Европы» (Boulenger, 1913) автор пишет, что у обыкновенной медянки зарегистрирован случай альбинизма, но не уточняет конкретного места встречи и особенностей окраски отмеченного экземпляра. О случае частичного альбинизма обыкновенной медянки в Австрии сообщает Ф. Хапп (Happ, 1994). Молодая змея длиной 15 см была обнаружена одним гимназистом недалеко от Магдаленсберга в сентябре 1990 г. Из-за светлой окраски она привлекала внимание хищных животных, что побудило гимназиста отловить змею. Змея была определена как обыкновенная медянка и помещена в зоопарк рептилий в Клагенфурте для дальнейшего проживания. На молочно-белом фоне ее тела отмечены переменные коричневые и серые оттенки, часть чешуи имело по краям оранжевый цвет. Известны также находки частичных альбиносов медянки из Нидерландов и Хорватии (Lenders, 1989; Lauš, Burić, 2012).

Узорчатый полоз. Типичная окраска узорчатого полоза описывается сходным образом во многих публикациях, например: «Сверху серо–коричневого цвета; вдоль туловища проходят 4 широкие, нерезко очерченные, темно–коричневые полосы, из которых 2 средние продолжают на хвосте. <...>. Нижняя сторона тела окрашена в сероватые, розовые или оранжевые тона с темными пятнышками» (Бакиев и др., 2009, с. 54; рис. 17А).

О находке узорчатого полоза – полного альбиноса – в Самарской области сообщалось ранее в одной из наших публикаций (Поклонцева и др., 2011). «2 мая 2010 г. на территории кооператива «Лада» близ с. Переволоки Сызранского района Самарской области обнаружена мертвая змея светло-розового цвета с едва заметным рисунком. Выяснилось, что ее убил дачник, испугавшийся «розовой гремучей змеи». При детальном изучении удалось установить, что это – самец узорчатого полоза *E. dione*. В связи с тем, что голова змеи была раздроблена камнем, можно указать лишь приблизительную длину туловища с головой *L.corp.*

– 235 мм. Длина хвоста *L.cd.* – 55 мм. Размеры соответствуют таковым у годовалых особей *E. dione*. Число брюшных щитков *Ventr.* – 191, число подхвостовых щитков *Scd.* – 67, число чешуй вокруг середины тела *Sq.* – 25. Альбинос хранится в коллекции пресмыкающихся Института экологии Волжского бассейна РАН, инвентарный номер RO 215/605» (с. 170; рис. 17Б).

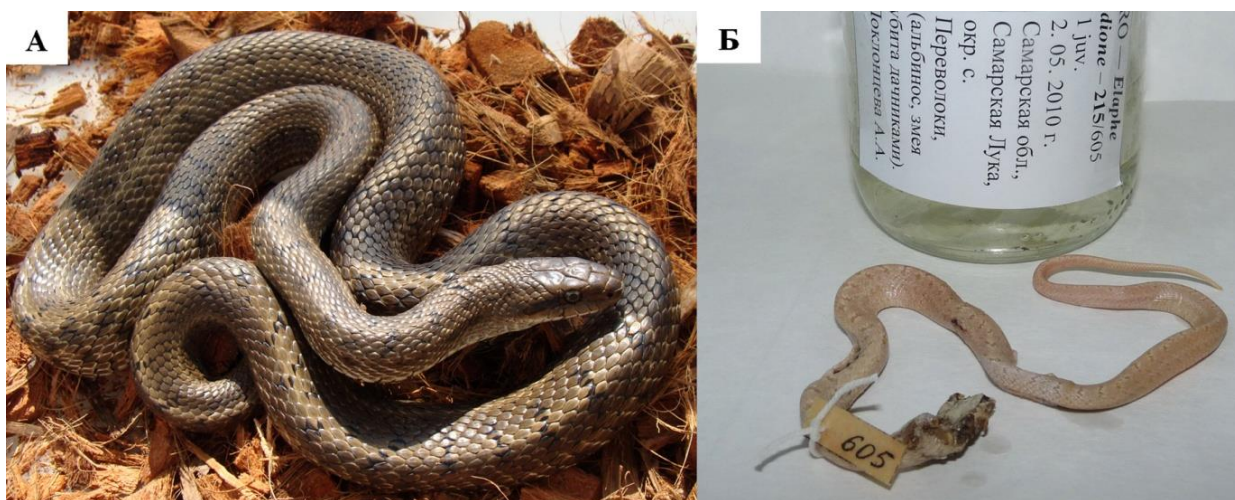


Рис. 17. Варианты окраски узорчатого полоза: А – типичная окраска, Б – альбинос

Из Западной Сибири и Алтая известны экземпляры, отличающиеся очень темной, без всякого рисунка окраской тела (Банников и др., 1977).

Ящеричная змея. Особенности окраски ящеричной змеи подробно описаны во многих публикациях (например, Банников, 1977; Орлова, Семенов, 1999; Ждокова, 2003 и т.д.). Так, у данного вида змей имеются возрастные и половые различия в расцветке. Взрослые особи окрашены однотонно – в коричневатые, зелено-серые или буро-серые цвета. У самцов передняя часть тела оливково-зеленая, а задняя – серая; брюшная сторона бледно-желтая, практически без рисунка. У самок имеются продольные полосы по бокам тела и на брюхе. Молодые змеи пестрые с тремя продольными рядами мелких темно-бурых пятен по верху тела и с рисунком на голове. Меланизм у ящеричной змеи отмечен в Испании (Meijide, 1981; цит. по Rivera et al., 2001). Информация о случаях альбинизма у данного вида ни в Волжском бассейне, ни за его пределами автором не встречена.

Информацию об альбинизме и меланизме остальных двух видов фауны Colubridae Волжского бассейна – каспийского полоза и палласового полоза – найти не удалось.

3.2. Определение пола у молодых особей

Определение пола у взрослых ужовых змей легко осуществлять визуальным методом: у самцов хорошо выражен переход от туловища к хвосту, а сам хвост более массивный и удлинённый, по сравнению с таковым у самок. В сомнительных случаях используется метод зондирования. Выявление половой принадлежности у молодых змей представляет отдельную проблему, поскольку внешне ювенильные самцы и самки плохо различимы, а зондирование для них травмоопасно. Мы использовали неперекрывающиеся диапазоны внешних морфологических признаков взрослых особей (табл. 4–7).

Таблица 4

Значения некоторых признаков у взрослых самцов и самок обыкновенного ужа из Самарской области: n – объем выборки, $min-max$ – лимиты

Пол	Признак n $min-max$	
	<i>Ventr.</i>	<i>Scd.</i>
Самцы	60 168–189	51 66–78
Самки	42 159–181	39 50–64

Как видно из таблиц, у обыкновенного и водяного ужей для поставленной задачи подходят диапазоны количества подхвостовых щитков, а для обыкновенной медянки и узорчатого полоза – диапазоны количества брюшных щитков. У обыкновенного ужа к самцам отнесены молодые особи с числом подхвостовых щитков более 66, к самкам – менее 64, у водяного ужа – более 63 и менее 63 соответственно. У обыкновенной медянки к самцам отнесены ювенильные

экземпляры с количеством брюшных щитков менее 178, к самкам – более 178. У узорчатого полоза к самцам отнесены молодые экземпляры с количеством брюшных щитков менее 200, к самкам – более 200. Молодь водяного ужа с количеством подхвостовых щитков 63 и молодь узорчатого полоза с количеством брюшных щитков 200 учитывалась только в том случае, если диапазоны варьирования другого признака позволяли точно определить пол.

Таблица 5

Значения некоторых признаков у взрослых самцов и самок водяного ужа из Самарской области: n – объем выборки, $min-max$ – лимиты

Пол	Признак n $min-max$	
	<i>Ventr.</i>	<i>Scd.</i>
Самцы	52 181–189	47 63–73
Самки	46 168–185	42 57–63

Таблица 6

Значения некоторых признаков у взрослых самцов и самок обыкновенной медянки из Самарской области: n – объем выборки, $min-max$ – лимиты

Пол	Признак n $min-max$	
	<i>Ventr.</i>	<i>Scd.</i>
Самцы	37 165–177	37 52–70
Самки	33 178–191	32 43–57

Качество определения пола проверяли с помощью дискриминатного анализа. Для сравнения были взяты четыре группы особей – новорожденные самцы, взрослые самцы, новорожденные самки, взрослые самки. В качестве диагностических признаков используем основные метрические параметры (длина тела и длина хвоста) меристические признаки (количество брюшных щитков, количество подхвостовых щитков). Вычисленные дискриминантные функции

позволили четко дифференцировать взрослых и молодых самцов и самок рассматриваемых четырёх видов по вышеперечисленным признакам внешней морфологии (рис. 18–21). Как видно из рисунков, во всех случаях первая каноническая величина чётко отделяет новорождённых ужовых змей от взрослых, а вторая каноническая величина – самцов от самок обоих возрастов.

Таблица 7

Значения некоторых признаков у взрослых самцов и самок узорчатого полоза из Самарской области: n – объем выборки, $min-max$ – лимиты

Пол	Признак n $min-max$	
	<i>Ventr.</i>	<i>Scd.</i>
Самцы	91 183–200	86 60–73
Самки	67 200–212	61 54–65

У обыкновенного ужа признак *Ventr.* оказался незначимым параметром ($P>0,05$). Первая каноническая ось учитывает 64,93% всей изменчивости, вторая – 31,11%. Доля правильно классифицированных молодых особей составила 100%. У водяного ужа количество брюшных щитков также оказалось незначимым параметром ($P>0,05$). Первая каноническая ось здесь учитывает 54,90% всей изменчивости, вторая – 41,87%. Доля правильно классифицированных молодых особей составила 99,26%. В случае обыкновенной медянки незначимым параметром стало количество подхвостовых щитков *Scd.* Доля объясненной дисперсии составила более 94%, доля правильно классифицированных молодых особей – 98,47%. У узорчатого полоза количество подхвостовых щитков *Scd.* также незначимо ($P>0,05$). Доля объясненной дисперсии составила более 96%. Правильно классифицированными оказались 97,84% молодых особей.

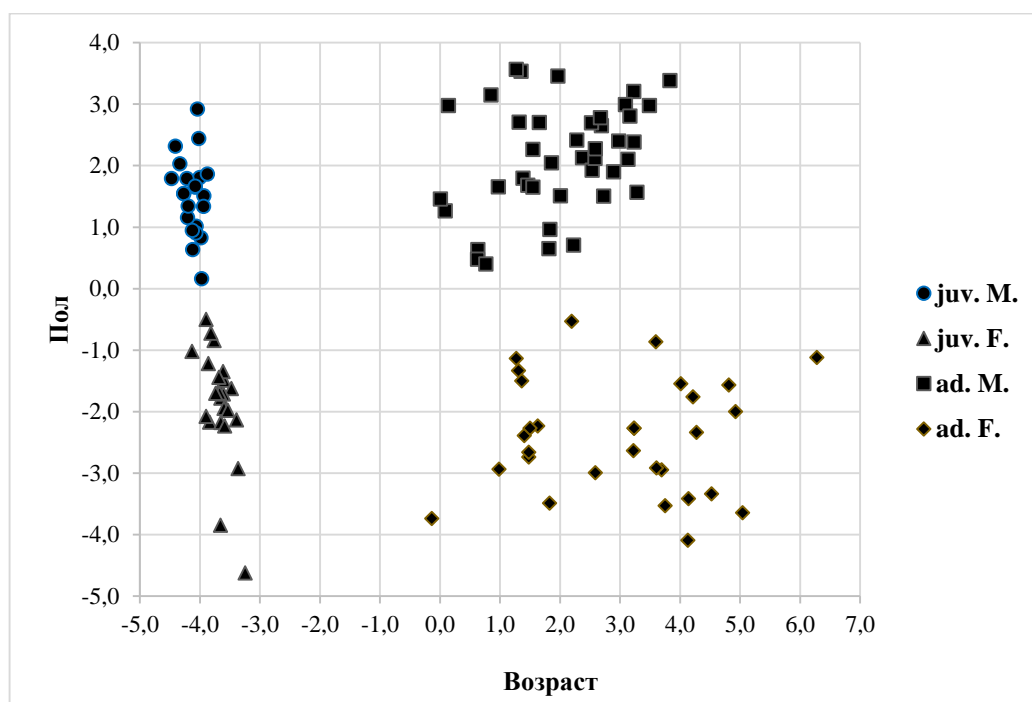


Рис. 18. Дифференциация половозрастных групп обыкновенного ужа по внешним морфологическим признакам: juv. M. – новорождённые самцы; juv. F. – новорождённые самки; ad. M. – взрослые самцы; ad. F. – взрослые самки

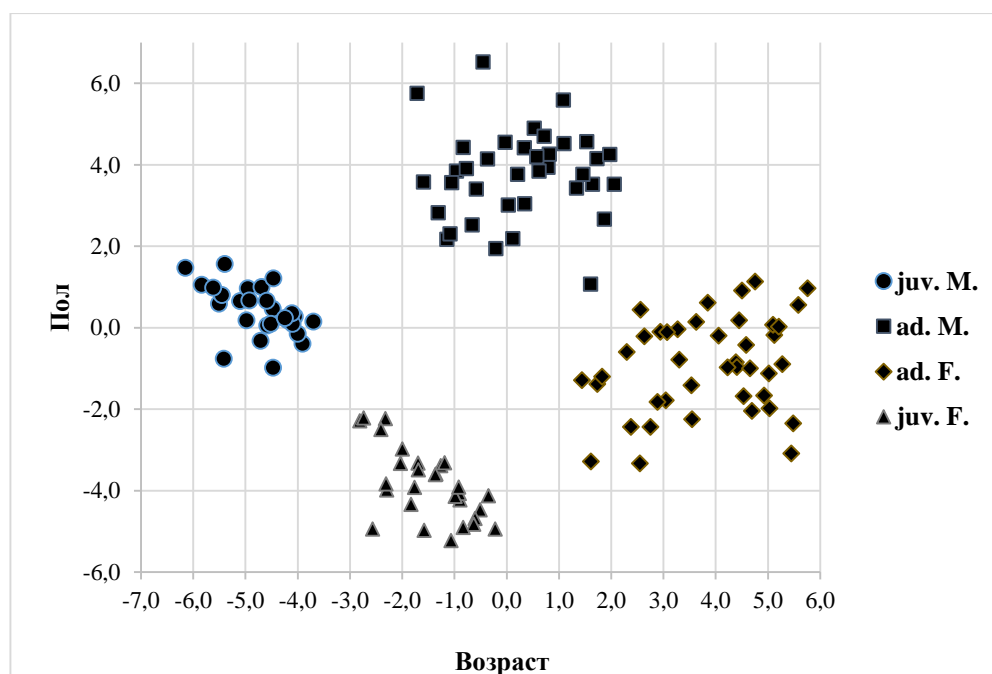


Рис. 19. Дифференциация половозрастных групп водяного ужа по внешним морфологическим признакам: juv. M. – новорождённые самцы; juv. F. – новорождённые самки; ad. M. – взрослые самцы; ad. F. – взрослые самки

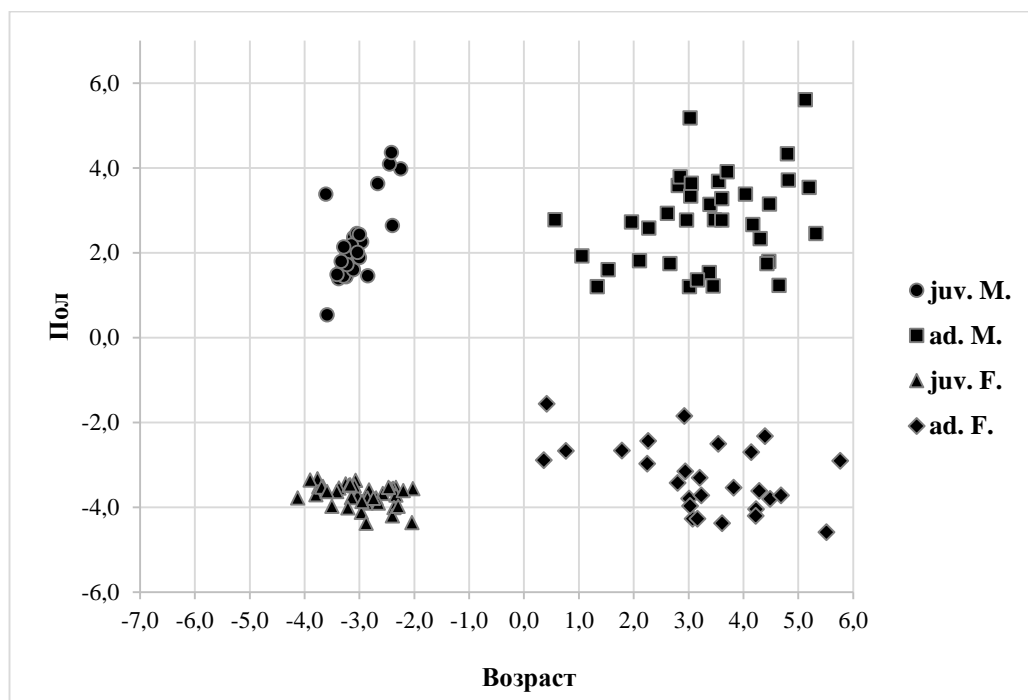


Рис. 20. Дифференциация половозрастных групп обыкновенной медянки по внешним морфологическим признакам: juv. M. – новорождённые самцы; juv. F. – новорождённые самки; ad. M. – взрослые самцы; ad. F. – взрослые самки

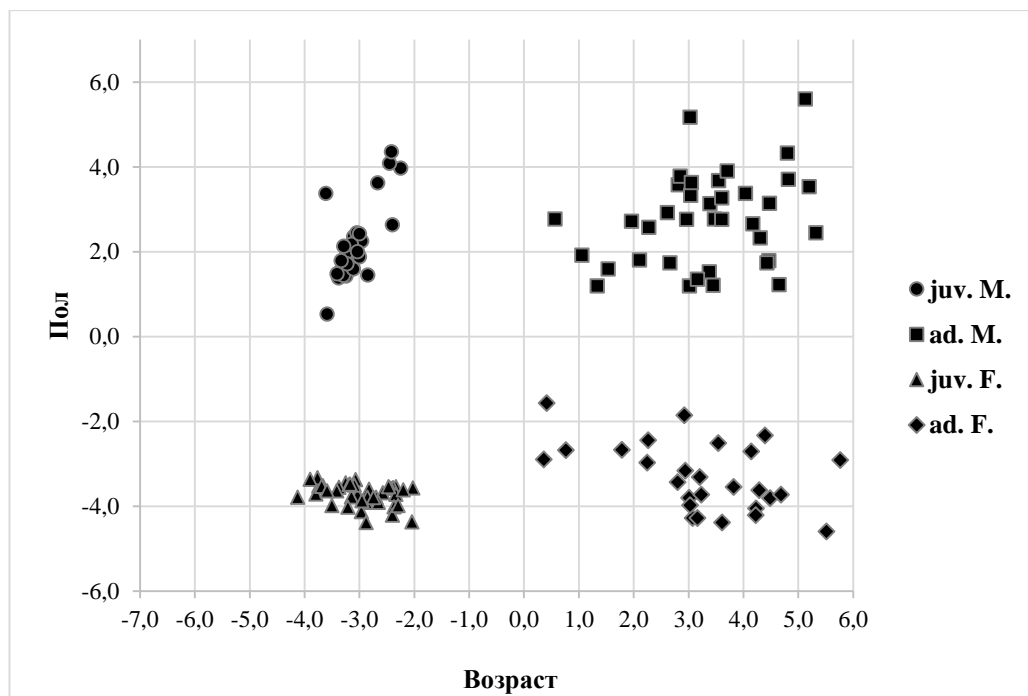


Рис. 21. Результаты канонического дискриминантного анализа внешних морфологических признаков узурчатого полоза: juv. M. – новорождённые самцы; juv. F. – новорождённые самки; ad. M. – взрослые самцы; ad. F. – взрослые самки

3.3. Возрастные изменения пропорций тела

Определившись с полом новорождённых, рассмотрим возрастные изменения пропорций тела самцов и самок семейства Colubridae из Самарской области. Как было показано на примере других змей, населяющих Волжский бассейн – водяного ужа (Бакиев и др., 2009), обыкновенной медянки (Поклонцева, Бакиев, 2011) и степной гадюки (Табачишина и др., 2003) – в процессе индивидуального роста пропорции тела (отношение длины туловища с головой *L.corp.* к длине хвоста *L.cd.*) существенно меняются.

Начнём с обыкновенного ужа. Разделим всех особей на три возрастные группы: новорожденные, молодые и взрослые (табл. 8). Новорожденные детеныши получены от змей, отловленных в природе беременными и содержащихся в террариумных условиях до откладки яиц. Измерение метрических признаков (*L.corp.* и *L.cd.*) вылупившихся змей проводили непосредственно в день их выхода из яйца. Максимальная длина *L.corp.* новорожденного обыкновенного ужа составила 185 мм. Остальные змеи разделены на группы с одинаковым приростом (200 мм) к данному значению. К молодым змеям отнесены ещё неполовозрелые особи, имеющие длину *L.corp.* от 185 до 385 мм. Разделение оставшихся особей на две размерных групп (385–585 и 585–785 мм) ко взрослым особям носит несколько условный характер – согласно литературным данным (Бакиев и др., 2009), минимальные размеры встречающихся в «брачных клубках» (а, следовательно, и половозрелых) обыкновенных ужей в Самарской области равны 410 мм для самки и 390 мм для самца. Следовательно, в группу «взрослых» попадают как половозрелые особи, так и находящиеся в процессе полового созревания.

Как видно из табл. 8, средние значения индекса *L.corp./L.cd.* с изменением размеров то возрастают, то понижаются в одинаковой последовательности у особей обоих полов, что наглядно демонстрирует график (рис. 22). У молодых змей (185–385 мм) средние значения индекса *L.corp./L.cd.* выше, чем у новорожденных (до 185 мм), что достоверно для самцов на 1%-ном ($t_{\phi}=3,19$) и для самок на наивысшем ($t_{\phi}=4,79$) уровнях значимости. Т.е. в первые годы жизни у ужат растёт преимущественно тело, при этом относительная длина хвоста уменьшается. Далее

в процессе роста (385–585 мм) средние значения $L.corp./L.cd.$ снижаются, т.е. относительная длина хвоста увеличивается. Можно предположить, что удлинение хвоста на этом этапе связано с увеличением размеров половых органов в процессе полового созревания. Об этом свидетельствует, например, тот факт, что у самцов среднее значение индекса становится даже ниже, чем у новорожденных самцов ($t_{\phi}=4,42$, $P<0,001$). При дальнейшем увеличении длины (585–785 мм) среднее значение $L.corp./L.cd.$ возрастает – относительная длина хвоста вновь понижается, а тело удлиняется. Этому можно дать несколько объяснений. Так, большая длина позволяет змеям обоих полов заглатывать большее количество более крупной добычи. За счет увеличения длины тела самки могут вынашивать большее количество детенышей, а самцы – успешно конкурировать в борьбе за самку во время спаривания.

Таблица 8

Средние значения индекса $L.corp./L.cd.$ самцов и самок разных возрастных групп обыкновенного ужа из Самарской области

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

Перейдём к водяному ужу. В работе А.Г. Бакиева и соавторов (2009) о возрастных изменениях пропорций тела водяного ужа сообщается следующее. «Наблюдения за ростом ювенильной особи в террариуме показали, что индекс $L./L.cd.$ существенно изменяется в процессе индивидуального роста. Так, 16 мая

1999 г. значение индекса составляло 3,9 (при $L.=181$ мм и $L.cd.=46$ мм), а 1 сентября 1999 г. отношение $L./L.cd.$ возросло до 4,7 ($L.=236$ мм и $L.cd.=50$ мм)» (с. 38).

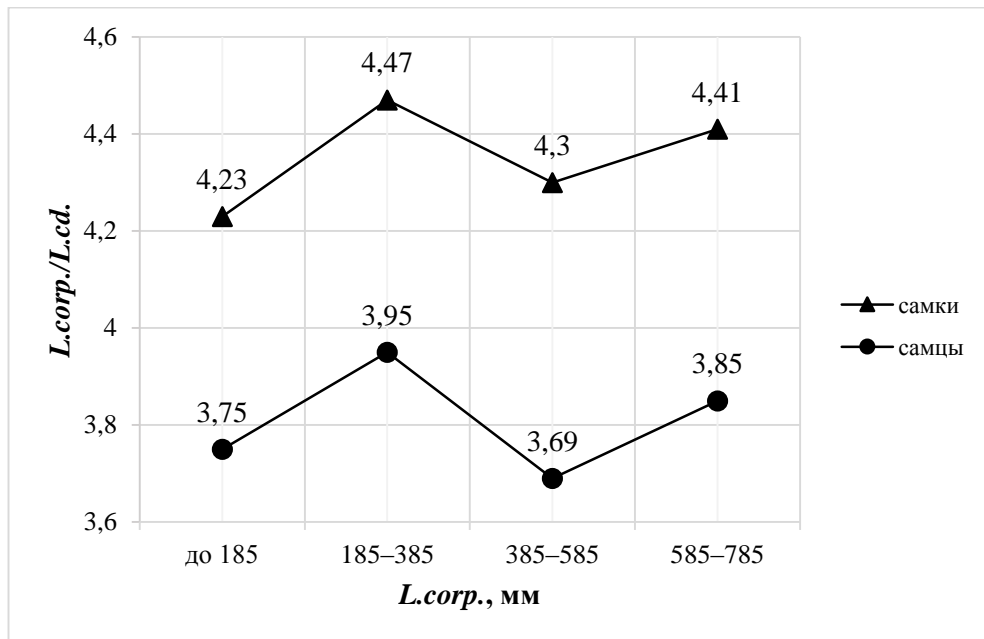


Рис. 22. Возрастные изменения индекса $L.corp./L.cd.$ у обыкновенного ужа

По аналогии с обыкновенным ужом, рассмотрим эти изменения на примере водяного ужа из Самарской области, разделив всех особей также на три возрастные группы: новорожденные, молодые и взрослые (табл. 9). Максимальная длина $L.corp.$ новорожденного обыкновенного ужа составила 200 мм. Остальные змеи разделены на группы с одинаковым приростом (200 мм) к данному значению.

Как видно из табл. 9, тенденции изменения пропорций тела у водяного ужа полностью совпадают с таковыми у обыкновенного: средние значения индекса $L.corp./L.cd.$ с изменением размеров то возрастают, то понижаются в одинаковой последовательности у особей обоих полов. У молодых змей (200–400 мм) средние значения $L.corp./L.cd.$ выше, чем у новорожденных (до 200 мм), что достоверно для самцов ($t_{\phi}=4,70$) и для самок ($t_{\phi}=4,79$) на наивысшем уровне значимости. Далее в процессе роста и полового созревания (400–600 мм) средние значения $L.corp./L.cd.$ у особей обоих полов снижаются, т.е. относительная длина хвоста увеличивается. При дальнейшем увеличении длины (600–800 мм) и, в случае самок, (800–1000 мм),

среднее значение $L.corp./L.cd.$ возрастает – относительная длина хвоста вновь понижается, а тело удлиняется.

Таблица 9

Средние значения индекса $L.corp./L.cd.$ самцов и самок разных возрастных групп водяного ужа из Самарской области

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

Перейдём к обыкновенной медянке. В статье «О половых и возрастных различиях пропорций тела обыкновенной медянки в Самарской области» А.А. Поклонцевой и А.Г. Бакиева (2011) разработаны методические рекомендации для внутривидового сравнения внешних морфологических признаков молодых и взрослых особей этого вида. В частности, доказано, что среднее значение индекса $L.corp./L.cd.$ у самцов и самок статистически значимо отличается, а, с увеличением размера змеи, меняется. В конце работы сделан вывод, что внутривидовые сравнения $L.corp./L.cd.$ корректно делать отдельно для молодых и взрослых самцов и отдельно для молодых и взрослых самок. В этой статье все особи поделены на 2 размерные группы: молодые и взрослые. Как показано выше на примере обоих видов ужей, для выявления закономерных изменений пропорций тела желательно разделять особей на большее количество размерно-возрастных групп (табл. 10). Максимальная длина $L.corp.$ новорожденного обыкновенной медянки ужа составила 160 мм для самцов и 165 мм для самок. Остальные змеи разделены на группы с одинаковым приростом (200 мм) к данному значению.

Средние значения индекса *L.corp./L.cd.* самцов и самок разных возрастных групп обыкновенной медянки из Самарской области

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

Как видно из табл. 10, тенденции изменения пропорций тела у обыкновенной медянки полностью совпадают с таковыми у обоих видов ужей: средние значения индекса *L.corp./L.cd.* с изменением размеров то возрастают, то понижаются в одинаковой последовательности у особей обоих полов. У молодых змей (160–360 мм для самцов и 165–165 мм для самок) значения *L.corp./L.cd.* в среднем выше, чем у новорожденных. Далее в процессе роста и после полового созревания (360–560 мм для самцов и 365–565 для самок) средние значения *L.corp./L.cd.* у особей обоих полов снижаются, т.е. относительная длина хвоста увеличивается. При дальнейшем увеличении длины (565–765 мм в случае самок), среднее значение *L.corp./L.cd.* возрастает – относительная длина хвоста вновь понижается, а тело удлиняется.

Рассмотрим эти изменения на примере узорчатого полоза из Самарской области, разделив всех особей также на три возрастные группы: новорожденные, молодые и взрослые (табл. 11). Максимальная длина *L.corp.* новорожденного полоза составила 230 мм у самцов и 260 мм у самок. Остальные змеи разделены на группы с одинаковым приростом (200 мм) к данному значению.

Из табл. 11 видно, что тенденции изменения пропорций тела у узорчатого полностью совпадают с таковыми у обоих видов ужей и обыкновенной медянки: средние значения индекса *L.corp./L.cd.* с изменением размеров то возрастают, то понижаются в одинаковой последовательности у особей обоих полов. У молодых

змей (230–430 мм для самцов и 260–460 мм для самок) значения *L.corp./L.cd.* в среднем выше, чем у новорожденных. Далее в процессе роста и полового созревания (430–630 мм для самцов и 460–660 мм для самок) средние значения *L.corp./L.cd.* у особей обоих полов снижаются, т.е. относительная длина хвоста увеличивается. При дальнейшем увеличении длины (630–1030 мм для самцов и 460–1060 мм для самок) среднее значение *L.corp./L.cd.* возрастает – относительная длина хвоста вновь понижается, а тело удлиняется.

Таблица 11

Средние значения индекса *L.corp./L.cd.* самцов и самок разных возрастных групп узорчатого полоза из Самарской области

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

Таким образом, на примере четырёх видов ужовых змей показано, что в ходе роста у самцов и самок ужовых происходят последовательные изменения пропорций тела: после рождения индекс *L.corp./L.cd.* сначала увеличивается, при половом созревании он уменьшается, после наступления половой зрелости – снова увеличивается. Снижение значений индекса *L.corp./L.cd.*, т.е. относительное увеличение длины хвоста в период полового созревания, может быть связано с развитием половых органов. Мы предполагаем, что подобные закономерности характерны и для других видов змей.

ГЛАВА 4. ПИТАНИЕ

Обыкновенный уж. Рацион данного вида змей изучали в Самарской, Волгоградской и Астраханской областях. Сведения о содержимом всех исследованных желудков ($n=20$) представлены в табл. 12.

Таблица 12

Содержимое желудков обыкновенного ужа из Волжского бассейна (данные автора)

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

Объединённые данные из названных локалитетов свидетельствуют о том, что у обыкновенного ужа в Волжском бассейне земноводные составляют 70,8% от проглоченной добычи, рыбы – 29,2%. Среди амфибий преобладают озерная лягушка (37,5%) и головастики разных видов (33,3%). Среди рыб – представители семейства карповые. Сравним полученные результаты с литературными сведениями, относящимися к Волжскому бассейну.

Н.М Чугуевская (2005) изучала питание змей рода *Natrix* в Волжском бассейне в течение 6 лет. Она пишет, что «пища обнаружена в желудках 51 обыкновенного ужа <...> В каждом наполненном желудке ужа обнаружено только по одному экземпляру пищевых объектов, за исключением травяных лягушек (1–3 экз. в желудке). Содержимое желудков обыкновенных ужей включает по

количеству экземпляров 5,4% рыб, 92,8% земноводных и 1,8% млекопитающих» (с. 104). Озёрная лягушка занимает первое место, составляя 33,4% от всей добычи обыкновенного ужа. Исключая уже зафиксированные мной виды, ей отмечены плотва *Rutilus rutilus*, окунь *Perca cluviatilis*, сазан *Cyprinus carpio*, обыкновенная чесночница *Pelobates fuscus* (ныне – чесночница Палласа *P. vespertinus*), зеленая жаба *Bufo viridis*, прудовая лягушка *Pelophylax lessonae*, остромордая лягушка *Pelophylax arvalis*, травяная лягушка *Pelophylax temporaria*, полевка водяная *Arvicola terrestris*.

Рассмотрим данные о рационе обыкновенного ужа в конкретных регионах Волжского бассейна. По авторским материалам в Самарской области в питании этих змей (2009–2014 гг.) отмечены два бычка-головача, восемь головастиков (два из которых принадлежали чесночнице Палласа) и две озерные лягушки. По данным А.Г. Бакиева и соавторов (2009), в этом регионе кроме названных видов в питании обыкновенного ужа можно встретить жуков, окуней, плотву, остромордую лягушку, зеленую жабу, краснобрюхую жерлянку (табл. 13). У обыкновенного ужа, обитающего на территории Бузулукского бора (Самарская и Оренбургская области), Бакиевым (личное сообщение) в пище встречены в основном чесночницы.

Объединив авторские и литературные данные, можно сделать вывод, что в Самарском регионе главную роль в пище обыкновенного ужа играют амфибии. Однако, как пишут А.Г. Бакиев и соавторы (2009), здесь «в настоящее время происходит вытеснение ротаном-головешкой многих видов рыб и земноводных из заселенных им водоемов. Можно предположить, что скоро этот вселенец и здесь станет занимать заметное место в питании обыкновенных ужей» (с. 29–30).

Авторские сведения, собранные в мае 2014 г. в Волгоградской области, свидетельствуют о том, что обыкновенные ужи, обитающие в окрестностях с. Райгород (Светлоярский район, затон Мурныковка), употребляют в пищу в основном рыб. Так, в желудках двух змей было найдено по одной озерной лягушке, а в пяти других – четыре серебряных карася и фрагмент рыбы семейства карповых. Доля земноводных составила 28,6%, доля рыб – 72,4%.

Содержание желудков обыкновенных ужей из Самарской области (по: Бакиев и др., 2009)

Пищевые объекты	Количество желудков		Количество экземпляров	
	абс.	%	абс.	%
жук (сем. Carabidae)	1	1,1	1	0,9
окунь <i>Perca fluviatilis</i>	1	1,1	1	0,9
плотва <i>Rutilus rutilus</i>	1	1,1	1	0,9
остромордая лягушка <i>Rana arvalis</i>	39	43,4	46	43,0
озерная лягушка <i>Pelophylax ridibundus</i> (в том числе головастики)	29 (6)	32,2 (6,6)	36 (13)	33,7 (12,1)
чесночница Палласа <i>Pelobates vespertinus</i>	15	16,7	18	16,8
зеленая жаба <i>Bufo viridis</i>	2	2,2	2	1,9
краснобрюхая жерлянка <i>Bombina bombina</i>	2	2,2	2	1,9
Всего	90	100,0	107	100,0

В Астраханской области, на берегу р. Ахтуба, питание ужей изучалось в августе 2013 г. Среди добычи отмечены только земноводные – каждая из пяти исследованных змей спровоцировано отрыгнула по одной озерной лягушке. В этом же регионе, но уже в Богдинско-Баскунчакском заповеднике, где данный вид встречается только по берегам пресноводного водоема Кордонной балки, А.Б. Стрельцов и соавторы (2006) наблюдали охоту обыкновенного ужа за небольшим карасем, которого он добыл и съел на мелководье. Также в питании ужа из Астраханского края отмечены насекомые и моллюски (Хлебников, 1924). В.К. Маркузе (1964а, б) пишет, что в дельте Волги пища обыкновенного ужа состоит в основном из озерных лягушек.

П.А. Дрягин (1926), собиравший материал в Вятском крае, отмечает в желудке одного ужа 11 серых жаб. По материалам из Татарии, обыкновенный уж питается лягушками, жабами, головастиками, тритонами и крупными жуками. Рыба и мелкие млекопитающие – мыши, полевки и землеройки – попадались в

желудках ужей всего несколько раз (Попов, 1949). Х.А. Аль-Завахра (1992) пишет, что в Татарстане пища ужа состоит в основном из остромордых и прудовых лягушек.

И.И. Пузанов и соавторы (1955) в книге «Животный мир Горьковской области» сообщают об обыкновенном уже: «будучи змеей абсолютно безвредной для человека, уж приносит некоторый ущерб истреблением рыбы и лягушек; однако этот ущерб компенсируется пользой, которую приносит уж, истребляя мышей» (с. 483).

А.С. Модновым (2010) проанализировано содержимое 347 желудков обыкновенного ужа из Цнинского лесного массива в Тамбовской области (табл. 14). Основную часть добычи составили земноводные (79,6%), особенно бесхвостые амфибии (67,5%). «Жертвами ужей становились даже такие ядовитые земноводные, как зеленая и серая жабы, гребенчатый тритон и краснобрюхая жерлянка. <...> Значительную часть в рационе <...> занимала рыба: в 19 желудках было встречено 110 экземпляров, что составило 20,5% от общего количества жертв. Среди тех рыб, которых удалось определить, преобладали верховка и горчак, несколько реже поедались пескарь и карась, единично потреблялись плотва и ротан» (с. 663).

В рационе обыкновенного ужа из Мордовии на первом месте стоит рыба (65,4%; 17 объектов питания из 26), в частности ротан-головешка (15 экз. – 88,2% от количества рыб, или 57,6% от общего количества пищевых объектов); второе место занимают земноводные – исключительно лягушки (9 экз., или 34,6% от общего количества пищевых объектов). Другие объекты питания тут не встречены (Рыжов, 2007).

В.А. Кривошеев (2002), изучавший питание обыкновенного ужа в Ульяновской области, пишет: «в пищевых комках, исследованных нами, первое место занимали остромордые лягушки *Rana arvalis* (отмечены у 15 экземпляров обыкновенных ужей из 40); в желудках некоторых ужей было найдено 2–3 экземпляра остромордых лягушек. Второе место в пищевых комках занимали

прудовые лягушки (до 3 экземпляров в желудке), третье – озерные лягушки. Жерлянки и чесночницы не отмечены» (с. 118–119).

Таблица 14

Состав пищи обыкновенного ужа в Тамбовской области (по: Моднов, 2010)

Таксоны добычи	Количество желудков (n=347)		Количество экземпляров	
	абс.	%	абс.	%
<i>Rutilus rutilus</i>	1	0,3	2	0,4
<i>Leucaspius delineatus</i>	3	0,9	17	3,2
<i>Gobio gobio</i>	2	0,6	12	2,2
<i>Rhodeus sericeus</i>	1	0,3	16	3,0
<i>Carassius sp.</i>	3	0,9	7	1,3
<i>Perccottus glenii</i>	1	0,3	1	0,2
Pisces	8	2,3	55	10,2
<i>Lissotriton vulgaris</i>	36	10,4	43	8,0
<i>Triturus cristatus</i>	17	4,9	22	4,1
<i>Bombina bombina</i>	15	4,3	22	4,1
<i>Bufo bufo</i>	5	1,4	5	0,9
<i>Bufo viridis</i>	61	17,6	61	11,3
<i>Rana arvalis</i>	106	30,6	159	29,6
<i>Pelophylax esculentus</i> complex	89	25,6	116	21,6
Итого	347	–	538	100,1

В Саратовской области «спектр питания обыкновенного ужа довольно разнообразен, однако наиболее предпочитаемым кормом являются амфибии – они составляют до 75,0% числа добытых животных и 86,0% утилизированной биомассы. Значительно ниже частота встречаемости мышевидных грызунов; остальные корма – птенцы, мальки рыб и насекомые – в рационе присутствуют в очень ограниченном количестве, особенно по биомассе (около 2%). Среди амфибий явно доминирует озерная лягушка, а субдоминантными кормами являются остромордая лягушка и зеленая жаба. Кроме того, ужи могут легко «переключаться» на более доступные и обильные корма, когда на ограниченных участках наблюдается высокая численность мышевидных грызунов» (Шляхтин и др., 2005б, с. 79). Например, на одном из волжских островов около Саратова, в

июне 1979 г., когда в связи с затоплением отмечалась высокая концентрация мышевидных грызунов на ограниченных участках суши, млекопитающие составляли весной и в начале лета значительную долю рациона обыкновенного ужа – до 50% от числа экземпляров в желудках (Шляхтин и др., 2005а).

Согласно данным В.А. Киреева (1983), в Калмыкии обыкновенные ужи питаются жабами, лягушками и их головастиками, реже рыбами и грызунами, ещё реже – беспозвоночными. М.К. Ждокова (2003) для вскрытых ужей ($n=10$) из этой местности указывает следующие доли компонентов пищи: 65% приходилось на долю бесхвостых амфибий, 20% составили ящерицы, 6% – мышевидные грызуны, 5% – рыбы, 3% – останки птенцов, 1% – беспозвоночные.

В.Ф. Хабибуллин (2001) в желудках обыкновенных ужей из Башкортостана находил остатки чесночниц, остромордых лягушек, жаб, пескарей, а также лягушачью икру.

По всей видимости, обыкновенный уж в Волжском бассейне нередко охотится на беспозвоночных животных. Правда, нельзя исключать, что во многих случаях они попадают в желудки ужей из пищеварительных трактов проглоченных амфибий и других позвоночных. Так, В.К. Маркузе (1964а) пишет: «Беспозвоночные встречались в желудках обыкновенных ужей почти всегда вместе с остатками лягушек» (с. 739) и поэтому не включает их в состав пищи обыкновенного ужа. М.Н. Дубинина (1953), также проводившая исследования в дельте Волги, сообщает, что весной в желудках обыкновенного и водяного ужей встречаются «и некоторые насекомые, главным образом жуки и их личинки (долгоносики, водолюбы, плавунцы и др.). <...> Осенью в пище ужей вновь наряду с рыбой и лягушками начинают встречаться крупные насекомые и их личинки» (с. 173). Не только мелкими лягушками, но и насекомыми – наземными и водными – питаются, по мнению Дубининой, молодые ужата. Этому же мнения придерживаются А.К. Горбунов и соавторы (1991), которые также пишут, что в питании обыкновенных ужей из Астраханского заповедника обычны беспозвоночные (в основном водные насекомые и их личинки).

Б.А. Красавцев (1938) в составе пищи обыкновенного ужа из Слуды (населенный пункт, находящийся в окрестностях бывшего Горького, ныне территория Слуды вошла в черту г. Нижний Новгород) отметил слизня (*Arion* sp.).

Н.А. Косаревой (1950) отмечаются в желудках обыкновенных ужей на юге Сталинградской области жуки и «остатки неизвестных личинок». В работе В.А. Попова и соавторов (1954), изучавших питание этих змей в зоне затопления Куйбышевской ГЭС, при изучении содержимого пищеварительного тракта 36 особей отмечены следующие беспозвоночные: по одному экземпляру – паук, гусеница, личинка мухи, клоп-солдатик, жук (ближе не определен) и 2 экземпляра щелкуна. Г.С. Марков и соавторы (1969) считают, что основой питания обыкновенного ужа в разнотравно-злаковой степи около водохранилищ Волго-Дона являются не только лягушки, но и насекомые: в трех из восьми желудков змей данного вида здесь обнаружено 4 экземпляра насекомых. Насекомые и моллюски отмечаются и в питании обыкновенных ужей из Астраханского края (Хлебников, 1924). Остатки жужелиц и саранчовых, а также брюхоногих моллюсков, обнаружены в желудках молодых особей из Башкортостана (Хабибуллин, 2001). У пяти вскрытых обыкновенных ужей, которые были отловлены на Самарской Луке, в полости тела отмечены хитиновые остатки жуков, заключенные в соединительно-тканые капсулы (Бакиев, Кириллов, 2000). В последнем случае можно предположить, что жуки, еще будучи живыми, проникли в полость тела, повредив стенки желудочно-кишечных трактов змей.

К.П. Параскив (1956) пишет, что в Казахстане обыкновенные ужи питаются беспозвоночными, в частности, насекомыми, но поедают их реже, чем позвоночных животных. По мнению С.А. Чернова (1953), насекомые служат основной пищей молодым особям.

Таким образом, состав добычи обыкновенного ужа зависит от конкретных условий обитания. В большинстве регионов Волжского бассейна в его питании преобладают земноводные (в основном зеленые и бурые лягушки, реже – чесночницы); локально – рыбы (ротан-головешка в Мордовии и серебряный карась в отдельных пунктах Волгоградской области). В Саратовской области, в годы с

высокой концентрацией мышевидных грызунов на ограниченных участках суши из-за ее затопления, отмечено преобладание мышевидных грызунов. Кроме того, обыкновенный уж может поедать других мелких млекопитающих, а также птенцов, ящериц, беспозвоночных (моллюсков, пауков, насекомых).

Водяной уж. Рацион данного вида змей изучали в Самарской, Саратовской, Волгоградской и Астраханской областях. Сведения о содержимом всех исследованных желудков ($n=41$) представлены в табл. 15.

Таблица 15

Содержимое желудков водяного ужа из Волжского бассейна (данные автора)

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

По полученным результатам, у водяного ужа в Волжском бассейне из названных локалитетов, если их объединить, рыбы составляют 93,0% от количества экземпляров проглоченной добычи, земноводные – 7,0%. Сходные цифры получены Н.М Чугуевской (2005) для этого региона – рыбы в питании водяного ужа составили 90,9% от всей проглоченной добычи.

По авторским данным, опубликованным ранее (Поклонцева, 2013а), у водяных ужей, обитающих в Самарской области, в пище преобладают инвазионные виды рыб – бычок-кругляк и бычок-цуцик. В табл. 16 представлены дополненные новыми цифрами сведения о питании водяного ужа в Самарском регионе: по числу проглоченных экземпляров доля участия бычков-вселенцев (цуцика и кругляка) составила 65,4%.

Таблица 16

Содержимое желудков водяных ужей из Самарской области (данные автора)

Пищевые объекты	Количество желудков		Количество экземпляров	
	абс.	%	абс.	%
густера <i>Bicca bjoerkna</i>	1	4,2	1	3,8
налим <i>Lota lota</i>	6	25,0	6	23,2
окунь <i>Persa fluviatilis</i>	1	4,2	1	3,8
плотва <i>Rutilus rutilus</i>	1	4,2	1	3,8
бычок-цуцик <i>Proterorhinus marmoratus</i>	1	4,2	1	3,8
бычок-кругляк <i>Neogobius melanostromus</i>	14	58,2	16	61,6
Всего	24	100,0	26	100,0

А.Г. Бакиев и соавторы (2009), собиравшие материал о питании водяного ужа в этом же регионе, получили более низкую долю участия видов-вселенцев в его рационе – 33,4% (табл. 17), правда, отметив ещё ротана-головешку и бычка-головача. Выборочные доли бычка-кругляка из литературных и оригинальных данных достоверно отличаются на 5%-ном уровне значимости. «Такие отличия, по-видимому, обусловлены разными местами сбора материала. Данные, опубликованные Бакиевым и соавторами, собирались в основном по берегам с затонов и озер с илистым дном. Большая часть оригинальных данных была собрана в окрестностях с. Переволоки на правом берегу Волги, где ужи охотятся на участках реки с каменистым дном. Бычок-кругляк, несмотря на высокую еврибионтность, предпочитает именно такие местообитания» (Поклонцева, 2013а, с. 136).

Кроме рыб, в пищеварительном тракте водяного ужа встречен прудовик обыкновенный, головастики лягушек, а также обыкновенная гадюка. В одной из работ А.Г. Бакиева и соавторов (Bakiev et al., 2011) этот случай объясняется тем, что гадюка могла привлечь ужа, плавая в воде (р. 326). По личному сообщению первого автора, данное предположение не совсем верно – водяной уж с проглоченной обыкновенной гадюкой был найден на берегу Змеиногo затона недалеко от с. Шелехметь (Волжский район Самарской области), где оба вида обитают синтопически.

Таблица 17

Содержание желудков водяных ужей из Самарской области (из: Бакиев и др., 2009)

Пищевые объекты	Количество желудков		Количество экземпляров	
	абс.	%	абс.	%
прудовик обыкновенный <i>Lymnaea stagnalis</i>	1	2,6	1	2,2
уклея <i>Alburnus alburnus</i>	1	2,6	1	2,2
щиповка <i>Cobitis taenia</i>	1	2,6	1	2,2
щука <i>Esox lucius</i>	1	2,6	1	2,2
налим <i>Lota lota</i>	5	13,2	5	11,1
вьюн <i>Misgurnus fossilis</i>	1	2,6	1	2,2
окунь <i>Perca fluviatilis</i>	6	15,8	6	13,4
плотва <i>Rutilus rutilus</i>	2	5,3	2	4,5
ротан-головешка <i>Perccottus glenii</i>	1	2,6	1	2,2
бычок-головач <i>Neogobius iljini</i>	2	5,3	2	4,5
бычок-цуцик <i>Proterorhinus marmoratus</i>	2	5,3	2	4,5
бычок-кругляк <i>Neogobius melanostomus</i>	10	26,4	10	22,2
мальки неопределенных видов рыб Pisces	3	7,9	10	22,2
головастик неопределенного вида лягушек <i>Rana</i> sp.	1	2,6	1	2,2
обыкновенная гадюка <i>Vipera berus</i>	1	2,6	1	2,2
Всего	38	100,0	45	100,0

Полученные результаты говорят о том, что состав пищи может статистически значительно отличаться у этого вида даже в пределах одной области, в зависимости от типа водного объекта, с которым он трофически связан. М.Ф. Тертышников (2002) на этот счет пишет, что «Состав пищи ужа водяного зависит от наличия и обилия

того или иного корма в биотопе в течение периода активности и его доступности» (с. 128). Из этого следует методическая рекомендация – при изучении питания необходимо приводить краткую характеристику места, где кормится уж (например, озеро с илистым дном и медленным течением, река с каменистым дном и быстрым течением и т.п.).

Единственный водяной уж, оказавшийся с наполненным желудком в Саратовской области, проглотил бычка-кругляка. Г.В. Шляхтин и соавторы (2005б) пишут, что в этом регионе «пищевой спектр водяных ужей довольно разнообразен, однако наиболее предпочитаемым кормом является рыба, не превышающая 9,5 см в длину (она составляет 90,0% добытых животных). Значительно ниже частота встречаемости земноводных; остальные корма – мышевидные грызуны и насекомые – в рационе присутствуют в очень ограниченном количестве (около 1%)» (с. 82). По данным И.Е. Табачишиной (2004) «при вскрытии желудков ужей, добытых в устье р. Терешка, мелкая рыба, не превышающая 9,5 см в длину, составляла практически 100% пищевого рациона животных» (с. 93).

В желудках водяных ужей ($n=11$), исследованных автором в Волгоградской области (май 2014 г.), в окрестностях с. Райгород (Светлоярский район, затон Мурныковка), обнаружена только рыба – восемь серебряных карасей и три уклей. Состав питания водяного ужа в этом регионе изучал Д.А. Гордеев (2012). Им «в пищевом комке обнаружены рыбы, реже – бесхвостые амфибии» (с. 65).

Питание ужей в Астраханской области (август 2013 г.) изучали на р. Ахтуба в окрестностях станции Досанг (Красноярский район). Полученные данные свидетельствуют о том, что в питании водяного ужа здесь преобладают земноводные, а не рыбы. Так, из пяти обследованных желудков в трех оказалась озерная лягушка, составив 60% от всей добычи. В двух других – щука и линь.

По данным из Калмыкии (Киреев, 1983), состав пищи изменяется по сезонам: земноводные входят в рацион питания весной и осенью, рыбы – летом, головастики – только летом; кроме рыб и земноводных, как сообщается Киреевым, водяные ужи питаются домовыми мышами. В.К. Маркузе (1964а) пишет о рыбохозе «Ямат» в дельте Волги: «В мае в пище водяных ужей преобладает вобла длиной 66–155 мм,

встречается укляя и густера» (с. 739). В июне «в желудках ужей больше всего встречено сазана ($l=18-41$ мм), леща ($18-29$ мм), воблы ($21-31$ мм) и судака ($27-55$ мм). В июле основной пищей становится молодь сазана ($l=30-75$ мм). Молодь судака и леща поедается редко. В июле из хозяйства спускают воду и молодь. Только значительное количество сазана держится в мелководье ильменя. В августе водяные ужи питаются почти исключительно сазаном ($l=30-153$ мм), который остается в коллекторах хозяйства в конце спуска воды из ильменя и легко доступен для ужей. В третьей, а иногда и во второй декаде августа – это обычно остаточная молодь. В течение августа количество рыб в пище ужей постепенно уменьшается, что вызвано увеличением размера молоди и понижением активности ужей» (там же).

Таким образом, водяной уж в Волжском бассейне питается преимущественно рыбой. Видовой состав потребляемой добычи обусловлен типом водоема, рядом с которым змея обитает и связана трофически, а также доступностью корма (Тертышников, 2002;). Согласно оригинальным данным, в Самарской области основу пищи водяного ужа составляет инвазионный вид рыб – бычок-кругляк, а в Астраханской области – озерная лягушка.

Обыкновенная медянка. Собранные автором оригинальные сведения о питании медянки относятся к Самарскому региону (2009–2013 гг.). У отловленных в природе особей во всех случаях, кроме одного, в желудках были найдены прыткие ящерицы. Исключением стало обнаружение в желудке обыкновенной медянки водяного ужа. Этот случай зарегистрирован автором 23 мая 2011 г. на Самарской Луке, в окрестностях с. Переволоки (Сызранский район Самарской области) (Клёнина, 2013). Синтопическое обитание этих двух видов – явление редкое. Данный случай расширяет таксономический список пищевых объектов первого вида и потребителей второго.

Другие пищевые объекты выявлены при террариумном содержании самок, отловленных в природе. Так, медянке были предложены жировые яйца из кладки прыткой ящерицы, которые змея тут же съела. Случай каннибализма отмечен у

родившей самки, которая через несколько дней после родов проглотила трех своих детёнышей.

Согласно литературной информации, в Самарской области в желудках медянок ($n=12$) было обнаружено 11 прытких ящериц *Lacerta agilis* (91,7%) и одна разноцветная ящурка *Eremias arguta* (8,3%) (Бакиев и др., 2009). «Очевидно, прыткая ящерица – самый массовый в области вид пресмыкающихся – служит главным компонентом питания обитающих здесь медянок. В условиях террариума местные медянки охотно поедают ящериц различных видов, включая веретениц *Anguis fragilis*» (Бакиев и др., 1996, с. 73). А.Т. Лепин [1939] пишет, что пойманная на Самарской Луке и опущенная в спирт медянка отрыгнула 2 землеройки *Sorex araneus*. В Бузулукском бору, расположенном на территории Самарской и Оренбургской областей, «в желудках медянок приходилось обнаруживать майских жуков, мраморных хрущей и других вредителей сосны» (Даркшевич, 1956, с. 182).

Основным объектом питания обыкновенных медянок в Саратовской области являются прыткая ящерица (64,5%), веретеница ломкая (24,8%), разноцветная ящурка и другие животные (Шляхтин и др., 2005б). Из Волгоградской области имеется информация о поедании медянками птенцов птиц и насекомых (Кубанцев и др., 1962).

Перейдем к литературным материалам, содержащим информацию о питании обыкновенной медянки в других регионах, находящихся за пределами Волжского бассейна.

В Центральном Предкавказье, в содержимом желудков 18-ти медянок обнаружены: прыткая ящерица (34,78%), разноцветная ящурка (19,57%), скальная ящерица (4,35%) луговая ящерица (2,17%); насекомые отряда перепончатокрылые (8,70%) и семейства муравьи (26,09%); полевки *Microtus* sp. (2,17%) и хомяки *Cricetus* sp. (2,17%) (Тертышников, 2002).

В книге «Скальные ящерицы Кавказа» (1967) И.С. Даревский относит обыкновенную медянку к основным врагам этих ящериц. По его словам, медянка «сопутствует скальным ящерицам практически в пределах всего их ареала, переходя зачастую на питание исключительно ящерицами рассматриваемой

группы. Так, существование этой змеи в ряде районов горно-степной и субальпийской зон Большого хребта и Закавказья оказывается возможным лишь благодаря широкому распространению здесь *Lacerta caucasica*, *L. s. valentini* и отчасти *L. armeniaca*. Поскольку рождение медянок совпадает осенью с периодом массового выхода из яиц скальных ящериц, молодые змеи становятся заурофагами уже с первых дней своего появления на свет» (с. 182). По подсчетам Даревского, за сезон одна взрослая медянка способна уничтожить до 300 скальных ящериц, поедая их по несколько штук в день. Скальные ящерицы, по-видимому, являются основной добычей медянки и в Восточной Грузии, где, по данным Т.А. Мухелишвили (1970), во всех исследованных наполненных желудках ($n=5$) обнаружены только этой систематической группы.

О питании обыкновенной медянки на территории Крыма имеются следующие литературные материалы. Н.Н. Щербака (1966) сообщает, что в желудках 12 медянок методом вскрытия найдены две скальные ящерицы и три ящерицы, не определённых до вида. Кроме того, в желудках медянок находили и остатки насекомых. По словам Щербака, говорить об энтомофагии у медянки следует осторожно, поскольку насекомые обнаруживались только вместе с остатками ящериц. Автор пишет, что в «Записках натуралиста» Ф.А. Киселева (1950) сообщается, что змеи данного вида в Крыму питаются улитками, ящерицами, мышами и птенцами. О.В. Кукушкин и Е.Ю. Свириденко (2003) пишут, что на склонах Чатырдага исследованные медянки ($n=10$) питаются ящерицами (Линдгольма, прыткими) и обыкновенными полевками, причем доля ящериц и грызунов в рационе составляет 50%. Поедания насекомых ими не отмечено. Новорожденные до ухода на зимовку потребляют исключительно сеголетков ящериц. Авторы добавляют, что в условиях террариума ими зарегистрировано нападение обыкновенной медянки на молодую степную гадюку.

В книге «Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат» (Щербак, Щербань, 1980) приводятся следующие сведения о пищевых предпочтениях медянки. Основу ее рациона здесь составляют настоящие ящерицы (прыткая, зеленая и живородящая) (71,5%) и веретеница ломкая (22%). В одном из желудков

этими авторами был обнаружен гребенчатый тритон *Tritus cristatus*, в двух других – обыкновенная полевка. Насекомые, встреченные в 44% случаев, по их наблюдениям могут попадать в желудок не только с ящерицами, но и поедаться медянкой самостоятельно. Так, змея, содержащаяся автором в террариуме, охотно ела кузнечиков, жуков и даже клопов. Сеголетки медянок предпочитали молодых ящериц, но поедали и жуков.

По материалам С.М. Дробенкова (Дробенков, 1995; 1996; Drobekov, 2000), собранным в Белоруссии и на Украине, в питании медянки присутствуют 5 видов позвоночных – три вида ящериц, обыкновенная полевка и особи своего вида. Автором обследовано содержимое 29 желудков, в 18-ти из них обнаружена живородящая ящерица (62,1%), в четырёх – прыткая ящерица (13,8%), в трёх случаях отмечен каннибализм (10,3%), в двух желудках найдена веретеница ломкая (6,9%), в двух других – обыкновенная полевка (6,9%). Дробенков отмечает тот факт, что живородящая ящерица доминирует в питании медянки в северной части Беларуси, тогда как в южной ее части все три вида ящериц отмечены в одинаковом процентном соотношении. Таковую разницу в питании медянки автор связывает с особенностями строения герпетокомплексов в разных частях Беларуси: на севере преобладает живородящая ящерица, а на юге – прыткая.

В целом, можно сделать вывод, что обыкновенная медянка в Волжском бассейне, как и на всем протяжении ее ареала является заурофагом: главную роль в ее рационе играют ящерицы семейства Lacertidae. Как правило, основной добычей становится тот вид ящериц, который преобладает в изучаемом районе. Второстепенная роль в питании медянки отведена, в первую очередь, веретенице ломкой и другим рептилиям, а также мышевидным грызунам и землеройкам.

Узорчатый полоз. Рацион узорчатого полоза изучали в Самарской области (2009–2014 гг.). Содержимое желудков, извлеченное методом провоцированного отрыгивания, а также остатки добычи, найденные в экскрементах, представлены в табл. 18. В результате отмечено только две группы животных – млекопитающие (66,7%) и птицы – (33,3%).

Сравним полученные сведения с литературными данными, относящимся к рассматриваемому региону. А.Г. Бакиев и соавторы (2009) находили в желудке узорчатого полоза, пойманного в Ставропольском районе (с. Жигули), полевку, не определенную до вида. По данным В.М. Шапошникова и В.П. Жукова (1988) состав рациона данного вида змей на Самарской Луке следующий: грызуны – 87,5% (из них 40% приходится на рыжую полевку), ящерицы – 8,4%, яйца и птенцы мелких воробьиных – 4,1%. М.С. Горелов (1992) сообщает, что полоз в этом регионе кормится в основном грызунами, изредка яйцами и птенцами. Перейдем к литературе из других регионов Волжского бассейна.

Таблица 18

Содержимое желудков узорчатого полоза из Самарской области (данные автора)

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

В книге о животном мире Среднего Поволжья П.А. Положенцев (1937, 1941) пишет, что узорчатый полоз питается мышевидными грызунами и рептилиями, включая ядовитых змей и себе подобных. В Ульяновской и Саратовской областях в питании змей данного вида отмечены озерная лягушка, прыткая ящерица, птенцы полевого жаворонка и птенец каменки, лесная мышь, серые полевки и полевка, не определенная до вида (Кривошеев, 2002; Бакиев и др., 2004; Бакиев и др., 2009).

На острове Круглый, расположенном в Волгоградском водохранилище (Саратовская область), в желудках узорчатых полозов ($n=63$) были найдены полевки, не определенные до вида; три вида птиц – ласточка-беговушка, обыкновенный ремез и золотистая щурка; из пресмыкающихся – прыткая ящерица; два вида земноводных – озерная лягушка и зеленая жаба; хитинизированные

остатки насекомых (Вилкина и др., 2000). Этими авторами выявлена сезонная изменчивость в составе кормов: в летний период в его питании преобладают птицы, их яйца и птенцы (545%), тогда как в весенний и осенний периоды их доля составляет соответственно 12,0% и 5,6% от общего числа пищевых объектов.

Е.В. Завьялов и соавторы (2007), наблюдая за гнездом варакушки в Саратовском районе Саратовской области, неоднократно замечали узорчатого полоза, ползающего недалеко от него. Когда в один из дней гнездо было найдено разоренным, у авторов не осталось сомнений, что это могла сделать только данная змея.

Н.А. Косаревой (1950) при анализе содержимого 15 желудков узорчатых полозов, добытых на юге Волгоградской области, отмечаются мышевидные грызуны (8 экз.), ящерицы (6 экз.) и перепончатокрылые (2 экз.).

На территории Астраханской области, в районе Богдо, у полоза длиной 370 мм был обнаружен проглоченный малый суслик длиной 150 мм (Мальческий, 1941). М.Н. Дубинина (1953) отмечает, что основной пищей узорчатого полоза в приморской части дельты Волги служат озерные лягушки, значительно реже им поедаются здесь мелкие грызуны, насекомые и рыба. По данным же В.М. Иванова и Н.Н. Семеновой (2000), в желудках всех вскрытых полозов из дельты Волги обнаруживались фрагменты небольших млекопитающих, а озерные лягушки отсутствовали. Вскрытие 23 змей данного вида, пойманных в междуречье Волги и Урала, показало, что их основной пищей в этом районе являются виды ящериц, которые встречаются в тех же биотопах, что и полозы; в желудках обнаружены прыткая ящерица, разноцветная ящурка и такырная круглоголовка; в двух случаях отмечена скорлупа яиц небольших птиц (Чернов, 1954). У двух полозов из волжско-уральского междуречья были найдены водяные полевки (Параскив, 1956).

По материалам из Калмыкии (Киреев, 1982), в рационе узорчатого полоза ($n=34$) отмечены пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие, а именно: разноцветная ящурка, прыткая ящерица, полосатая ящерица, каменка-плясунья, малый суслик, полуденная песчанка, обыкновенная полевка, полевая мышь,

домовая мышь, серый хомячок. Наибольшую долю проглоченной добычи составили млекопитающие – 44,11%.

Перейдем к данным, характеризующим питание узорчатого полоза за пределами Волжского бассейна. Н.Н. Березовиков и В.А. Егоров (2007) пишут, что «во время орнитологических исследований, особенно при изучении гнездовой биологии птиц, часто приходится встречаться с таким явлением, как разорение гнёзд хищниками, при этом значительная доля похищенных яиц и птенцов приходится на змей. Среди наиболее активных разорителей птичьих гнёзд «пальма первенства», безусловно, принадлежит узорчатому полозу *Elaphe dione* – замечательному древолазу, который в поисках гнёзд часто обследует кроны деревьев и кустарников» (с. 462). Изучая орнитофауну Казахстана, они наблюдали множество случаев поедания этой змеей птиц и их птенцов. Например, найденное ими гнездо ястребиной славки с 5 птенцами, оказалось пустым уже на следующий день после обнаружения – его разорил узорчатый полоз длиной 90 см. Одна змея, пойманная авторами, отрыгнула 3 раздавленных недавно проглоченных яйца коростеля. Ранее, в этой же местности Березовиков и Егоров наблюдали, как к гнезду перевозчика подобрался узорчатый полоз и, обвившись кольцом вокруг него и широко раскрыв пасть, «примеривался» к яйцам, пытаясь заглотать одно из них. При них полоз поедал птенцов полевого и малого жаворонков, коноплянки, обыкновенной каменки *Oenanthe oenanthe* и яйца серой славки. Зафиксированы попытки нападения на птенцов обыкновенного жулана, индийских и домовых воробьёв. По данным А.М. Мамбетжумаева (1999), в низовьях Амударьи полоз разорил два гнезда бухарской синицы, съев по пять птенцов из каждого.

В Ростовской области В.П. Беликом и В.В. Трофименко (2009) на Северном Донце обнаружено плотное поселение узорчатых полозов, которые адаптировались к хищничеству на береговых ласточках *Riparia riparia* в их колонии. Эти авторы отмечают, что «узорчатый полоз в Ростовской области является довольно редким видом, встречи с которым здесь отмечаются нерегулярно и далеко не ежегодно. В колонии же береговушек 31 мая – 1 июня 1999 были встречены сразу 4 особи, в том числе одна беременная самка. Три полоза держались среди глыб земли у подножия

обрыва, а один самец выглядывал из норы береговушек. Кроме того, в траве на бровке обрыва найдено ещё несколько «выползков» полозов. Полоз, отловленный утром в норе, только что проглотил взрослую, пойманную им на гнезде береговушку, туловище и череп которой хорошо просматривались и прощупывались сквозь кожу змеи. Через несколько дней непереваренные остатки береговушки, состоявшие в основном из маховых перьев, были выброшены полозом с фекалиями наружу» (с. 883).

М.Ф. Тертышниковым (2002) в желудках полозов из Центрального Предкавказья ($n=12$) обнаружены насекомые (Acrididae, Coleoptera), озерная лягушка, прыткая ящерица, разноцветная ящурка; птицы из семейств ласточковые и жаворонковые, птенцы птиц из отряда воробьинообразные, скорлупа яиц, неопределенные до вида детеныши мелких млекопитающих, полевки *Microtus* sp., мыши *Apodemus* sp., песчанки *Meriones* sp., пеструшки *Lagurus* sp. 70% от всей добычи составили птицы, 22% – ящерицы, 10% – млекопитающие, 8% – насекомые. О том, что узорчатый полоз изредка питается насекомыми, упоминает К.П. Параскив в книге о пресмыкающихся Казахстана (1956).

А.М. Никольский (1916) сообщал: в желудках узорчатых полозов из Закавказья А.Б. Шелковников находил мышей и землероек; Г.А. Кириченко говорил, что эта змея ловит в воде бычков. Рыбы в качестве объектов питания узорчатого полоза за пределами Волжского бассейна отмечаются и другими авторами (Банников и др., 1977; Ананьева и др., 1998).

В Узбекистане при вскрытии восьми узорчатых полозов обнаружены (в каждом по одному из перечисленных): шерсть грызунов, серая крыса, малый тушканчик, закаспийская полевка, остатки птицы из семейства вьюрковых, домовая воробей, яйцо птицы из отряда воробьинообразных, пустынный гологлаз (Богданов, 1960). По материалам из Таджикистана, в восьми желудках найдены остатки мышевидных грызунов, в одном – остатки птицы и скорлупы яиц (Саид-Алиев, 1979). В Киргизии у взрослых полозов в желудках обнаруживали алтайского гологлаза, яйца птицы и птенца из отряда воробьинообразных, почти

оперенного птенца зеленушки, молодых и взрослых полевков, лесную мышь (Яковлева, 1964).

По сведениям из Китая, узорчатый полоз питается птицами и мелкими млекопитающими (Pore, 1935). Так, змея, отловленная автором в природе, отрыгнула птицу. Другие объекты из желудка полоза хранятся в музее – это небольшая птица и голова мелкого млекопитающего. В Северной части страны в желудке у узорчатого полоза был обнаружен выводок маленькой птицы, в количестве 4-х штук, при этом один из птенцов был все ещё одет в зародышевую оболочку (Wall, 1903). В Алтайском заповеднике у обследованных змей найдены останки ящериц, полёвок, шерсть и зубы других мелких млекопитающих (Яковлев, 1984).

В Монголии содержимое желудков полозов составили: остатки грызунов *Microtus* sp., насекомоядных *Sorex* sp., полевка Бранта, не определенные до вида полевки, лесные мыши *Apodemus* sp., воробьиные птицы, песчанки *Meriones* sp., хомячки *Phodopus* sp., *Cricetulus* sp., ящурки *Eremias przewalskii*, пестрая круглоголовка *Prynocephalus versicolor*, грызуны *Cricetulus* sp., *Meriones meridionalis*, *Ochotona pallasi*, ящерицы *Eremias multiocellata*, *Bufo danatensis*, птенцы каменки и скорлупа птичьих яиц (Ананьева и др., 1997). Н.Н. Щербак (1981) сообщает, что в желудке узорчатого полоза из Южной Бурятии им был найден малый жаворонок. В Корее в пище узорчатого полоза отмечена чернопятнистая лягушка *Rana nigromaculata* (Shannon, 1956).

Ю.М. Коротков (1978), изучая питание змей Приморского края, относил узорчатого полоза к «мышеедам» (с. 44). Им было изучено содержимое 40 желудков этих змей. В 40% случаев внутри находились млекопитающие (в том числе мышевидные грызуны 37,5%), в 25% птицы, 12,5% составили лягушки, 15% – беспозвоночные, 10,0% – амфибии. По данным из Комсомольского заповедника (Хабаровский край) (на основании исследования содержимого 31 желудка), этот вид питается мышевидными грызунами (75,0%), живородящими ящерицами (16,7%), лягушками (6,2%) и змеями (2,1%) (Лазарева, 2004).

Пищевое поведение узорчатого полоза подробно описано В.А. Киреевым (1983). Он пишет: «Полозы хорошо лазают по деревьям, где поедают яйца птиц и их птенцов. Заметив полоза у своего гнезда, птицы обычно поднимают тревогу, на их голоса слетаются другие пернатые и с криками летают вокруг грабителя. Это мало беспокоит змею. Подняв голову и придав телу нужный угол для броска, она сохраняет полную неподвижность, но стоит неосторожной птице приблизиться на доступное расстояние, полоз молниеносно схватывает ее на лету» (с. 98).

В неволе при террариумном содержании узорчатые полозы могут поедать кузнечиков, сверчков, тараканов-прусаков, ящериц, змей (в том числе особей своего вида), перепелиные и воробьиные яйца, воробьев, лабораторных и полевых мышей, куски мяса (Емельянов, 1929; Саид-Алиев, 1979; Атаев, 1985; Кудрявцев и др., 1991; Нарбаева, 2003; Бакиев и др., 2009; данные автора). «Птичьи яйца полоз заглатывает, раздавливая скорлупу нижними отростками позвонков гипапофисами, надавливая ими на дорсальную стенку пищевода. Грызунов размером с взрослую мышь они, перед тем как проглотить, душат кольцами тела и смачивают слюной, а голых мышат и крысят поедают живьем» (Бакиев и др., 2004, с. 49).

Таким образом, основной добычей узорчатого полоза в Волжском бассейне служат млекопитающие, птицы, их птенцы и яйца, реже – ящерицы. Обилие орнитологических сводок о разорении полозами гнезд птиц (например, Мамбетжумаев, 1999; Березовиков, Егоров, 2007; Белик, Трофименко, 2009) и сезонная изменчивость состава рациона, выявленная Е.А. Вилкиной и соавторами (2000), свидетельствуют о том, что узорчатый полоз может быть как выраженным орнитофагом, так и териофагом, в зависимости от доступности этих типов кормов.

Каспийский полоз. Данные о питании каспийского полоза собирали в Астраханской области (2013, 2014 г.). Из всех обследованных желудков ($n=14$) только в четырех удалось обнаружить остатки пищи (табл. 19). Из них извлечены прыткая ящерица, разноцветная ящурка и остатки мелких млекопитающих. По-видимому, у каспийского полоза, как и у ящеричной змеи, излюбленной пищей является восточная степная гадюка, поскольку в местах обитания первых последняя отсутствует или очень редка. В окрестностях пос. Досанг Красноярского

района Астраханской области чередуются годы с высокой численностью степной гадюки и каспийского полоза (А.Г. Бакиев, личное сообщение).

Обратимся к опубликованной информации, относящейся рассматриваемому региону. Согласно «Определителю земноводных и пресмыкающихся фауны СССР» (1977), в Астраханской области в полупустыне питаются быстрыми и разноцветными ящурками (31,5% встречаемости), прыткими ящерицами (22,5%), птенцами полевых, хохлатых и серых жаворонков (13,5%), каменками (9%), малыми сусликами (31,5%), песчанками (18%), тушканчиками (13,5%), серыми хомячками (18%), а также насекомыми и пауками. А.Г. Бакиевым (личное сообщение) в питании каспийского полоза в Богдинско-Баскунчакском заповеднике, расположенном в этой же области, найдены разноцветные ящурки, полевки, суслики и грызун, не определенный до вида. Здесь же, в районе г. Богдо, А.С. Мальчевский (1941) в желудках и кишечниках 17 каспийских полозов обнаружил: 26 разноцветных ящурок, одну круглоголовку, одну степную гадюку и одного тушканчика. В.А. Хлебников (1924) на территории Астраханского края в рационе каспийского полоза встречал ящериц, змей, в том числе гадюк, мышей, яйца и птенцов птиц, которые добываются полозом и на деревьях.

Таблица 19

Содержимое желудков каспийского полоза из Астраханской области (данные автора)

Пищевые объекты	Количество желудков		Количество экземпляров	
	абс.	%	абс.	%
прыткая ящерица <i>Lacerta agilis</i>	1	25,0	1	25,0
разноцветная ящурка <i>Eremias arguta</i>	2	50,0	2	50,0
грызун, не определенный до вида	1	25,0	1	25,0
Всего	4	100,0	4	100,0

В Калмыкии пищей каспийского полоза служат в основном млекопитающие (преимущественно мелкие грызуны) и ящерицы, в незначительном количестве взрослые птицы, птенцы и птичьи яйца. Рацион питания меняется по годам и

сезонам. В годы депрессии грызунов возрастает роль пресмыкающихся. В апреле-мае в рационе преобладают суслики, а со второй половины июля, когда большинство сусликов уходит в спячку – другие грызуны и рептилии. В разных районах республики Калмыкия каспийские полозы питаются различно: в западных и северных – главным образом мелкими грызунами и ящерицами, в южных и восточных – сусликами, песчанками и птицами. Молодые и новорожденные особи охотятся на молодых ящурок и насекомых, как дневных, так и ночных (Киреев, 1977, 1983). Конкретные виды, найденные данным автором в результате вскрытия 56 каспийских полозов, приводятся в его автореферате (1982). Это разноцветная ящурка, прыткая ящерица, полосатая ящерица, круглоголовка-вертихвостка; каменка-плясунья, степной жаворонок и другие птицы и их птенцы, не определенные до вида; малый суслик, тамарисковая песчанка, полуденная песчанка, обыкновенная полевка, общественная полевка, полевая мышь, домовая мышь.

Рассмотренные сведения о питании каспийского полоза свидетельствуют о том, что змеи данного вида в Волжском бассейне чаще всего употребляют пресмыкающихся, млекопитающих и птиц. Иногда в его пище можно встретить беспозвоночных. Данные В.А. Киреева (1977, 1982, 1983) о том, что рацион может меняться по годам в зависимости от численности добычи, свидетельствуют о высокой экологической пластичности данного вида змей.

ГЛАВА 5. РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ

5.1. Размер и масса беременных самок

Обыкновенный уж. Авторские данные о длине туловища с головой и массе беременных самок обыкновенного ужа, а также о сроках откладки яиц, их массе и количестве, представлены в табл. 20.

L.corp. отловленных в Самарской области беременных самок обыкновенного ужа ($n=9$) варьирует от 570 до 925 мм ($737,4\pm 36,08$). Литературные материалы свидетельствуют о том, что самки этого вида здесь могут достигать половой зрелости при более мелких размерах. Так, длина тела самой мелкой самки, отловленной во время спаривания, составила 410 мм (Бакиев и др., 2009). Из других регионов имеются следующие сведения. В Тамбовской области минимальная длина спаривающейся самки составила 510 мм (Моднов, 2010), в Ульяновской – 398 мм (Кривошеев, 2006). По мнению Г.В. Шляхтина и соавторов (2005б), половая зрелость у самок в Саратовской области наступает на четвертом году жизни. Минимальная длина половозрелых особей равна около 50 см. В Ростовской области половая зрелость у обыкновенного ужа наступает на 3-м или 4-м году жизни (Сластененко, 1940). М.Ф. Тертышников (2002) пишет, что в Центральном Предкавказье минимальная длина половозрелых обыкновенных ужей составляет 400–500 мм. По данным из Московского зоопарка, выведенные в неволе ужи становятся половозрелыми в четыре раза быстрее, чем в природе, в связи с регулярным кормлением и отсутствием зимней спячки (Герасимов, 1962).

Согласно сведениям из Южной Европы (Итальянские Альпы) и Северной Европы (юг Швеции), самки обыкновенного ужа достигают половой зрелости при более крупных размерах, чем самки из Волжского бассейна. Так, по материалам Л. Луизелли и соавторов (Luiselli et al., 1997), ужи, населяющие гористую местность в Италии, становятся половозрелыми при длине туловища 70 см, что соответствует возрасту 6–8 лет. По данным из Швеции, минимальная длина отловленной беременной самки составила 68 см, что соответствует возрасту четырех лет. Однако, некоторые самки в возрасте пяти лет ещё не размножаются, из чего

следует, что половой зрелости они достигают не ранее четвертого или пятого годов жизни (Madsen, 1983).

Таблица 20

Репродуктивные характеристики беременных самок обыкновенного ужа из Самарской области

<i>L.corp.</i> самки, мм	Дата откладки яиц	Масса перед родами	Масса после родов	RCM*	Масса кладки	Количество отложенных яиц		
						Оплодот- ворённые	Жировые	Всего
570	08.07.14	92,2	55,7	0,66	31,6	7	–	7
630	30.06.14	127,6	75,5	0,69	48,5	8	1	9
680	27.06.15	166,0	105,0	0,58	60,5	11	–	11
685	08.07.14	137,6	98,9	0,39	31,2	7	–	7
765	29.06.14	209,8	122,7	0,71	83,5	14	–	14
770	30.06.14	272,6	152,6	0,79	115,8	21	–	21
777	29.06.14	264	132,7	0,99	126	21	–	21
835	01.07.15	281,3	174,4	0,61	99,5	18	–	18
925	26.07.15	342,5	–	–	147,5	23	2	25

* – «relative clutch mass», т.е. относительная масса кладки, определяемая исходя из потери массы самки при родах, разделенной на ее массу после родов; выражает энергозатраты при размножении.

Относительные потери массы самок при откладке яиц (RCM) в Самарской области в процентах составляют от 39,13 до 98,94 (в среднем 67,70%) от ее массы после родов. Значения RCM ($n=8$) положительно коррелируют с длиной самки ($r=0,351$; $t_{\phi}=0,92$), с ее массой перед родами ($r=0,564$; $t_{\phi}=1,67$) и с общим количеством потомства ($r=0,755$; $t_{\phi}=2,82$). В первых двух случаях корреляция статистически не значима ($P>0,05$), а в третьем – значима на 5%-ном уровне (рис. 23). По материалам из Итальянских Альп (Luiselli et al., 1997), средние потери массы самок обыкновенного ужа при откладке яиц здесь меньше и составляют 66% от ее массы после родов. С длиной самки индекс RCM у обыкновенных ужей из Италии не коррелирует.

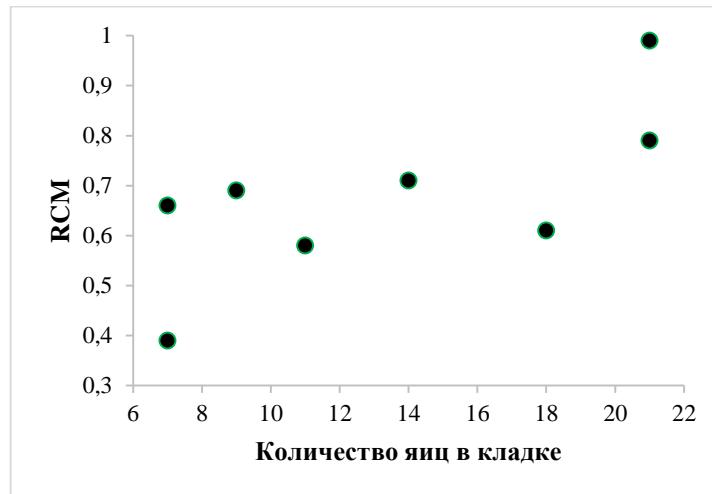


Рис. 23. Соотношение индекса RCM и общего количества яиц в кладках обыкновенного ужа из Самарской области

Водяной уж. Авторские данные о длине туловища с головой и массе беременных самок обыкновенного ужа, а также о сроках откладки яиц, их массе и количестве, представлены в табл. 21.

Таблица 21

Репродуктивные характеристики беременных самок водяного ужа, отловленных в Самарской области в 2014 г.

<i>L.corp.</i> самки, мм	Дата откладки яиц	Масса перед родами	Масса после родов	RCM	Масса кладки	Количество отложенных яиц		
						Оплодот- ворённые	Жировые	Всего
629	16 июля	159,0	93,9	0,69	62,6	8	–	8
657	4 июля	143,0	77,7	0,84	62,6	8	–	8
700	4 июля	177,4	92,7	0,91	83,8	10	–	10
710	4 июля	236,5	126,7	0,87	99,0	12	–	12
720	29 июня	225,0	124,5	0,81	99,7	13	–	13
746	3 июля	291,4	142,8	1,07	148,2	17	–	17
765	6 июля	230,4	140,9	0,64	75,4	9	–	9
780	27 июня	336,5	163,5	1,06	169,8	21	1	22
830	4 июля	322,8	160,7	1,01	159,5	18	–	18
835	26 июня	415,0	223,4	0,86	188,0	21	1	22
845	7 июля	305,4	–	–	107,8	15	–	15
865	7 июля	290,4	–	–	110,7	15	3	18
870	27 июня	355,2	172,1	1,06	173,1	20	–	20
950	3 июля	410,3	229,7	0,79	171,9	22	–	22

L.corp. отловленных в Самарской области беременных самок ($n=14$) водяного ужа варьирует от 629 до 950 мм ($778,7 \pm 24,38$). Литературные сведения

свидетельствуют о том, что самки водяного ужа могут спариваться и при более мелких размерах. Так, *L.corp.* самой мелкой самки, обнаруженной во время спаривания, равна 540 мм (Бакиев и др., 2009). По материалам из Саратовской области, длина туловища самок, достигших половой зрелости – не менее 460 мм (Шляхтин и др., 2005б). М.Ф. Тертышников (2002) пишет, что в Центральном Предкавказье минимальная длина половозрелых особей составляет 550–600 мм. В Туркменистане самки достигают половой зрелости при длине 520–530 мм, что соответствует возрасту в 5 лет (Атаев, 1985). По данным из Македонии (Ajtić et al., 2013), минимальная длина тела самки, пойманной беременной, составила 62 см. В Центральной Италии самки откладывают яйца при достижении длины туловища *L.corp.* более 55 см (Luiselli, Rugiero, 2005).

Сравнивая эту информацию с цифрами, относящимися к обыкновенному ужу, можно сделать вывод: водяной уж в Волжском бассейне достигает половой зрелости при более крупных размерах, чем обыкновенный уж.

Относительные потери массы самок при откладке яиц (RCM) в Самарской области в процентах составляют от 63,52 до 106,96 (в среднем 88,34%) от ее массы после родов. Значения RCM ($n=12$) положительно коррелируют с длиной самки ($r=0,278$; $t_{\phi}=0,91$), с её массой перед родами ($r=0,389$; $t_{\phi}=1,34$) и с общим количеством потомства ($r=0,590$; $t_{\phi}=2,31$). Как и в случае с обыкновенным ужом, статистически значимой является только третья зависимость ($P<0,05$; рис. 24).

Сравнивая эти цифры с авторскими данными, относящимися к обыкновенному ужу, можно заметить, что относительная масса кладки у водяного ужа в среднем выше, чем у обыкновенного ужа (88,34% против 67,70% соответственно).



Рис. 24. Соотношение индекса RCM и общего количества яиц в кладках водяного ужа из Самарской области

Обыкновенная медянка. В Волжском бассейне обыкновенная медянка становится половозрелой при достижении длины туловища с головой не менее 475 мм и не ранее, чем после третьей зимовки. Так, по авторским данным, длина туловища с головой *L.corp.* самой мелкой самки, пойманной беременной в Самарской области, составляет 475 мм, в Ульяновской – 490 мм. В соседней Саратовской области медянки достигают половой зрелости на третьем году жизни (Шляхтин и др., 2005б). Рассмотрим литературные сведения из других регионов.

В Ставропольском крае, по сведениям М.Ф. Тертышникова и А.Г. Высотина (1987) «половозрелость наступает, видимо, на 3–4 году жизни по достижении животными длины туловища 380–420 мм» (с. 156).

На территории Крыма обыкновенная медянка достигает половой зрелости не ранее 3 года жизни (Кукушкин, Свириденко, 2003). По материалам из Украинских Карпат (Щербак, Щербань, 1980), наименьшие размеры половозрелых самцов составляют 442 мм, самок – 510 мм; половой зрелости они достигают, по-видимому, на третьем году жизни. В Белоруссии «самки становятся половозрелыми в возрасте 5,5 лет (после 5-ой зимовки). Следовательно, если продолжительность жизни данного вида змей оценивается в 12 лет, за жизнь у самок бывает до 8 пометов» (Drobenkov, 2000, p. 137).

Минимальная длина половозрелых самок на юге Англии составляет 413 мм, что эквивалентно возрасту 6–7 лет (Reading, 2004a). Автор уточняет, что для выявления данных показателей отлов беременных медянок производился 9 лет подряд. Всего им было отловлено 24 самки, но только семь из них ($L.corp.=413-465$ мм, $M=435$ мм) отвечали его требованиям – учитывались только те особи, которые попадались хотя бы два года подряд до того, как их впервые обнаружили беременными. Из 7 таких медянок 4 самки отлавливались каждый год в течение 3–6 лет, прежде чем первый раз оказались беременными. Используемый подход гарантирует, что самка беременна в первый раз. В другой своей статье (2004b) данный автор пишет, что медянки в Южной Англии беременеют раз в 2–3 года, при этом частота размножения возрастает с увеличением размера самки. Возможными причинами, по которым самки размножаются не каждый год, автор называет конкуренцию между ними за пищу и пространство, и, как следствие, нехватку энергии на воспроизводство.

Необходимость многолетних исследований при изучении репродуктивной биологии подчеркивают и авторы из Италии (Luiselli, Capula, 1996). Они пишут, что разные особи даже из одной популяции могут размножаться с нерегулярной частотой. Так, из 69 медянок, отловленных в Итальянских Альпах в течение 5 лет, только 49% были беременны. Длительные исследования этих авторов показывают, что на одну самку приходится $1,07 \pm 0,60$ помёта (в диапазоне от 0 до 3; $n=28$) в среднем за $2,25 \pm 1,11$ лет (диапазон от 1 до 5 лет), это дает основания предполагать, что самки обыкновенных медянок размножаются раз в 2 года. Также авторы отмечают: в холодных регионах живородящие виды беременеют реже, чем яйцекладущие, что может быть связано с разным уровнем энергетических затрат.

В Итальянских Альпах наименьшая полная длина $L.total$ медянки, оказавшейся беременной, составляет 435 мм (Luiselli et al., 1996). На основании графика темпов роста, построенного авторами, самки впервые рожают на 4-ое лето после их рождения (в возрасте 48 месяцев).

Авторские данные о длине туловища с головой и массе самок, сроках откладки яиц, количестве детенышей и жировых яиц обыкновенных медянок из разных областей Волжского бассейна представлены в табл. 22.

Таблица 22

Характеристика отловленных в Волжском бассейне беременных самок обыкновенной медянки и их потомства

Район исследования	<i>L.corp.</i> самок (мм)	Дата родов	Масса перед родами	Масса после родов	RCM	Число рожденных детенышей		Отложенные жировые яйца	Всего в помете
						Живые	Мертвые		
Самарская обл.	475	05.08.12	57,5	41,2	0,40	4	–	–	4
	475	21.08.11	69,2	39,8	0,74	6	1	–	7
	495	28.08.11	69,7	–	–	5	1	–	6
	505	28.08.11	71,4	–	–	3	1	2	6
	515	28.08.11	90,6	–	–	8	–	–	8
	535	21.07.12	70,3	52,8	0,33	7	–	1	8
	535	03.08.09	83,6	–	–	8	1	–	9
	540	07.08.14	–	42,1	–	8	–	–	8
	545	04.09.11	89,1	57,2	0,56	7	–	–	7
	545	27.08.11	84,8	47,3	0,79	8	–	–	8
	545	21.08.11	86,4	49,9	0,73	10	–	–	10
	550	26.07.14	111,2	60,8	0,83	12	–	–	12
	555	23.07.12	113,2	69,6	0,63	10	–	–	10
	560	30.07.14	103,0	–	–	5	6	–	11
	560	28.08.11	99,1	58,0	0,71	10	–	–	10
	575	06.09.11	93,4	60,6	0,54	5	–	–	5
	579	10.08.10	–	–	–	5	–	–	5
612	21.07.12	111,8	69,7	0,60	11	–	–	11	
735	21.07.12	199,6	130	0,54	14	–	3	17	
юг Ульяновской обл.	490	28.07.14	72,2	50,0	0,44	6	–	–	6
	510	25.07.14	78	47,0	0,66	7	–	–	7
Саратовская обл.	535	01.08.12	70,3	53,4	0,32	3	–	1	4

L.corp. беременных медянок в Волжском бассейне ($n=22$) варьирует от 475 до 735 мм ($544,1 \pm 11,64$), масса перед родами ($n=20$) – от 57,5 до 199,6 г ($91,2 \pm 6,74$). Максимальная длина и масса (735 мм и 199,6 г) зафиксированы у медянки, отловленной в июне 2012 г. в Самарской области на Могутовой горе (Бакиев, Поклонцева, 2012). Данный экземпляр оказался самым крупным из всех встреченных в этом регионе змей этого вида – раньше длина самых крупных экземпляров до этого не превышала 635 мм (Баринов, 1982; Бакиев и др., 1996,

2009). В ходе террариумного содержания самка разродилась: в помёте было 14 живых детенышей и три жировых яйца.

Относительные потери массы самок при рождении детенышей (RCM) в Волжском бассейне в процентах составляют от 31,65 до 82,89 (в среднем 58,75%) от ее массы после родов. Статистически значимой корреляции между RCM и репродуктивными характеристиками самки (*L.corp.*, масса и общее количество потомства) не выявлено – во всех случаях $P > 0,05$.

У самок обыкновенной медянки из Итальянских Альп относительные потери массы при рождении детенышей ниже, по сравнению с таковыми у медянок из Волжского бассейна и составляют от 20 до 73% (в среднем 42%), а также положительно коррелируют с общей длиной самки (рис. 25)

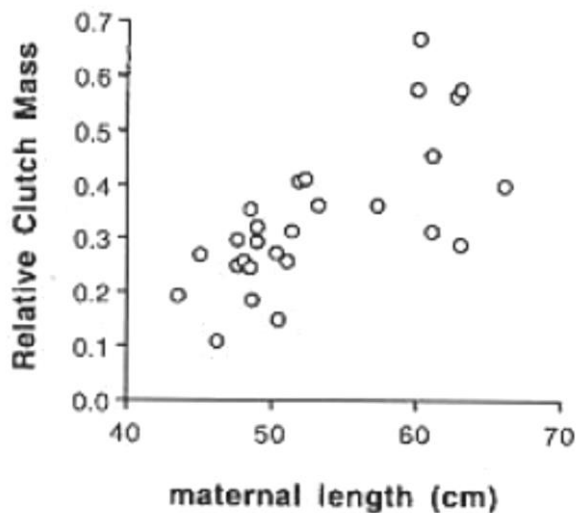


Рис. 25. Соотношение *L.total* самок и индекса RCM в помётах обыкновенной медянки из Итальянских Альп (из: Luiselli et al., 1996)

Сравнивая полученные автором значения RCM обыкновенной медянки в Волжском бассейне с таковыми у обыкновенного и водяного ужей, можно предположить, у яйцекладущих ужей энергозатраты в среднем выше, чем у яйцеживородящей медянки (88,34% и 67,70% для ужей против 58,75% у медянки).

Узорчатый полоз. Авторские данные о длине туловища с головой и массе беременных самок, а также о сроках откладки яиц, их массе и количестве, представлены в табл. 23.

L.corp. отловленных беременных самок узорчатого полоза из Волжского бассейна ($n=30$) варьирует от 690 до 975 мм ($827,1\pm 4,55$). Рассмотрим полученные цифры для каждого исследованного региона отдельно.

Так, длина туловища с головой беременных самок узорчатого полоза ($n=17$), пойманных в Самарской области, составляет от 725 до 970 мм ($810,6\pm 16,08$). *L.corp.* беременных самок из Ульяновской области ($n=7$) варьирует от 750 до 975 мм ($896,4\pm 31,84$). Беременные самки из Саратовской области ($n=3$) имели длину 785–862 мм ($815,7\pm 23,57$), из Волгоградской ($n=3$) – 690–880 мм ($770,0\pm 56,86$).

Сравнивая эти данные с цифрами, относящимися к обыкновенному и водяному узам, можно сделать вывод, что узорчатый полоз в Волжском бассейне достигает половой зрелости при более крупных размерах, чем оба этих вида.

Обратимся к литературным сведениям из более южных регионов. По данным из Калмыкии, зрелость у полозов наступает на четвертом году жизни (Киреев, 1983). С.А. Чернов (1954) на юге междуречья Волги и Урала отмечал, что самки длиной менее 60 см не половозрелы. М.Ф. Тertyшников (2002) пишет, что минимальная длина туловища половозрелых особей из Центрального Предкавказья составляет около 400–410 мм. В Киргизии половая зрелость у самок узорчатого полоза наступает при длине 540–560 мм (Яковлева, 1964).

Имеющаяся информация свидетельствует о том, что, узорчатый полоз в северных регионах достигает половой зрелости при более крупных размерах, чем в южных.

Относительные потери массы самок при откладке яиц (RCM) в Волжском бассейне в процентах составляют от 54,66 до 123,77 (в среднем 81,03%) от ее массы после родов. Статистически значимой корреляции между RCM и репродуктивными характеристиками самки (*L.corp.*, масса и общее количество потомства) не выявлено – во всех случаях $P > 0,05$.

Репродуктивные характеристики беременных самок узорчатого полоза из
Волжского бассейна

Область	<i>L.corp.</i> самок (мм)	Дата откладк и яиц	Масса перед родам и	Масса после родов	RCM	Масса кладки	Количество отложенных яиц		
							Оплод отворё нные	Жир овы е	Всего
Самарск ая	725	17.07.12	251,5	137,6	0,76	99,4	6	–	6
	735	06.07.12	303,0	147,6	1,05	148,3	11	1	12
	740	10.08.11	258,9	145,2	0,78	105,6	7	–	7
	745	30.07.11	245,3	123,6	0,98	117,8	9	–	9
	745	01.08.11	–	–	–	–	5	3	8
	770	07.07.12	229,1	129,2	0,77	94,9	7	–	7
	790	30.07.11	309,5	164,2	0,88	144,1	8	–	8
	805	17.07.12	247,5	152,5	0,62	84,7	7	–	7
	815	07.07.12	336,7	146,0	1,31	168,2	11	–	11
	815	10.08.11	328,5	205,9	0,60	120,1	11	–	11
	830	10.07.12	346,6	177,6	0,95	162,9	13	–	13
	835	15.07.10	–	158,9	–	116,2	7	2	9
	845	30.07.11	–	197,0	–	218,1	14	–	14
	850	17.07.12	329,8	180,2	0,83	128,7	10	–	10
	850	15.08.11	–	193,3	–	262,2	12	–	12
	915	27.07.11	–	316,8	–	143,8	7	2	9
970	17.07.12	451,6	265,3	0,70	169,3	10	–	10	
Ульянов ская	750	30.07.14	200,9	129,9	0,55	64,6	3	2	5
	845	18.07.14	337,4	154,8	1,18	176,6	10	–	10
	850	18.07.10	400,0	254,4	0,57	187,2	13	–	13
	930	01.08.13	–	225,0	–	192,1	13	–	13
	950	16.07.14	440,7	268,4	0,64	159,9	10	–	10
	975	17.07.12	517,0	280,0	0,85	239,7	17	1	18
	975	22.07.14	471,1	253,2	0,86	199,1	16	–	16
Саратов ская	785	17.07.12	310,1	162,8	0,90	136,2	8	1	9
	800	06.07.12	308,7	165,7	0,86	135,3	11	–	11
	862	17.07.12	348,2	213,0	0,63	128,7	11	–	11
Волгогр адская	690	17.07.13	210,9	135,6	0,56	70,6	5	–	5
	740	16.07.13	263,7	138,3	0,91	117,7	8	–	8
	880	17.07.13	394,9	222,2	0,78	161,9	11	1	12

Полученные значения RCM узорчатого полоза в Волжском бассейне подтверждают сделанное ранее предположение о том, что у яйцекладущих видов узорчатых змей в Волжском бассейне энергозатраты на репродукцию в среднем выше, чем у яйцеживородящих. На мой взгляд, высокие энергозатраты яйцекладущих таксонов компенсируются более ранними сроками откладки яиц (по сравнению со

сроками рождения живых детенышей), что даёт возможность родившим самкам восстановить ресурсы за счёт пролонгированного периода кормления.

Собственных данных о репродуктивной биологии палласова полоза, каспийского полоза и ящеричной змеи в пределах Волжского бассейна собрать не удалось.

5.2. Сроки откладки яиц / яйцеживорождения

Обыкновенный уж. Беременные самки обыкновенного ужа ($n=9$), отловленные в Самарской области, откладывали яйца в террариумных условиях в период с 26 июня по 8 июля. Полученные результаты вписываются в литературные данные для исследуемого региона: обыкновенные ужи на Самарской Луке откладывают яйца в июне–июле (Баринов, 1982); у самок, пойманных в Самарской области беременными и содержащихся в террариумах, откладка яиц отмечена во второй половине июня (Бакиев и др., 2009).

Сравним полученные результаты с опубликованными сведениями, которые относятся к регионам европейской России, расположенным примерно на той же широте, что и Самарская область. В Тульской области кладка яиц обыкновенными ужами происходит в июне (Миллер и др., 1985). По материалам из Тамбовской области, откладка яиц самками, содержащимися в террариумах, отмечена в конце июня – начале июля (Моднов, 2010). В Пензенской области обыкновенные ужи откладывают яйца в июле (Ермаков, 1997), как и в Татарстане (Попов, 1949; Гаранин и др., 2000). Е.В. Кучеров (1960) указывает, что в Башкирии обыкновенный уж откладывает яйца в начале августа. А.А. Ткаченко (1971) сообщает, что в 1966 г. в Башкирском заповеднике самка, содержащаяся в террариуме, в начале августа отложила в сырой мох около десятка яиц.

Перейдем к более северным регионам. В Московской губернии Л.П. Сабанеев (1854) находил ужиные яйца не ранее середины июля. С учетом того, что сроки находок яиц и появления ужат приводятся Сабанеевым по старому стилю, речь идет, согласно современному календарю, о начале июля. По уточненным данным из Пермской области (Бакиев и др., 2004), выловленные в природе самки в

неволе откладывали яйца в период с 26 июня по 14 июля. В Карелии откладка яиц обычно происходит в июле (Ивантер, 1975).

Из более южных регионов имеются следующие литературные материалы. В Воронежском заповеднике откладка яиц зафиксирована с 10 по 24 июня (Масалыкин, 1993; цит. по Моднов, 2010), в Саратовской области – с конца июня до второй половины июля (Табачишина, 2004). В Волгоградской области обыкновенный уж откладывает яйца в конце июня (Гордеев, 2012), в Ростовской – в июне–июле (Белик, 2011). В Краснодарском крае Г.П. Лукиной (1966) кладка обыкновенного ужа была обнаружена 5 июля 1963 г. В дельте Волги откладка яиц начинается в конце июня – начале июля (Дубинина, 1953), а по другим данным (Горбунов и др., 1991), яйцекладка происходит здесь с конца мая до начала июля. В Калмыкии самки откладывают яйца в середине июня – начале июля (Ждокова, 2003), в Центральном Предкавказье – в мае–июле (Тертышников, 2002).

В Белоруссии (Пикулик и др., 1988) «откладка яиц происходит не ранее конца июня – начала июля, нередко растягиваясь на все лето (отдельные особи). Наиболее массовая откладка яиц – в июле, а в условиях жаркого лета – в конце июня» (с. 60). В условиях Итальянских Альп самки обыкновенного ужа откладывают яйца в период с 17 по 30 июля (Luiselli et al., 1997).

На основании имеющейся информации можно сделать вывод, что откладка яиц у обыкновенного ужа в северных регионах происходит несколько позже, чем в южных.

Водяной уж. Беременные самки водяного ужа ($n=14$), отловленные в Самарской области откладывали яйца в террариумных условиях в период с 26 июня по 16 июля. Для рассматриваемого региона имеются сведения об откладке двумя самками яиц третьего и 8-го июля (Бакиев и др., 2009). Обратимся к информации из более южных регионов.

В Саратовской области откладка яиц отмечается в конце июня – начале июля (Табачишина, 2004). В Калмыкии самки откладывают яйца в конце мая – июне (Ждокова, 2003). По материалам из Центрального Предкавказья, процесс откладки

яиц длится с мая по июль (Тертышников, 2002). В условиях Киргизии откладка яиц наблюдается в июне – начале июля (Яковлева, 1964).

Из Европы имеются следующие опубликованные материалы. Например, в Восточной Германии в условиях террариума самки водяного ужа откладывают яйца в период с 1 по 18 июля (Trobisch, Gläßer-Trobisch, 2011). В Чехии, по наблюдениям М. Веленски и соавторов (Velenský et al., 2011), откладка яиц отмечена с 7 по 15 июля. По данным из Румынии, самки откладывают яйца с конца июня по начало июля (Kärvemo et al., 2011). В Центральной Италии откладка яиц водяными ужами отмечена в июле (Capula et al., 2011).

Рассмотренные выше данные позволяют предположить, что в северных регионах водяные ужи откладывают яйца позже, чем в более южных. Сравнивая сроки откладки яиц обоих видов ужей Самарской области, можно сказать, что при симпатрическом обитании яйца откладываются ими примерно в одно и то же время, но у водяного ужа этот период более растянут.

Обыкновенная медянка. Приведу полученные данные о сроках яйцеживорождения (см. табл. 22) для каждого исследованного региона в отдельности. Так, беременные самки обыкновенной медянки, отловленные в Самарской области, рожали в террариумных условиях в период с 21 июля по 6 сентября; на юге Ульяновской – с 25 по 28 июля. Единственная змея, пойманная беременной в Саратовской области, родила 1 июля.

Обратимся к изменчивости сроков рождения детенышей по годам (на примере наиболее многочисленной выборки из Самарской области). Самые ранние даты зафиксированы здесь в 2012 г., что, на мой взгляд, можно объяснить ранним выходом змей с зимовки (первая медянка была обнаружена нами уже 16 апреля), и, соответственно, ранними сроками спаривания этих змей. Самые поздние сроки зарегистрированы в 2011 г., когда первая медянка была обнаружена 25 апреля, а само лето было прохладным и дождливым. Таким образом, сроки появления молоди сильно растянуты и связаны, в первую очередь, со временем прихода весны, началом спаривания и температурными условиями каждого конкретного сезона.

В литературе, относящейся к более южным регионам, опубликована следующая информация о размножении медянки. Так, по материалам из Саратовской области, рождение молоди наблюдается в конце июля – августе (Шляхтин и др., 2005б). В Центральном Предкавказье появление детенышей наблюдается с июля по август (Тертышников, 2002). В Крыму самки рожают в августе – сентябре (Киселев, 1950; цит. по Щербак, 1966).

Рассмотрим опубликованные сведения из Европы. На юге Белоруссии яйцеживорождение отмечается в начале августа (Drobenkov, 2000). Н.Н. Щербак и М.И. Щербань (1980) сообщают, что на западе Украины рождение детенышей начинается в августе и продолжается в сентябре, иногда затягиваясь до начала октября (последние роды у медянки зафиксированы авторами 2-го сентября). По информации из Чехии, самки рожают детенышей обычно в конце августа, реже в начале сентября (Baruš et al., 1992). В Итальянских Альпах яйцеживорождение наблюдается с 27 августа по 23 сентября (Luiselli et al., 1996). По данным из Турции, пойманная в природе и содержащаяся в террариуме медянка родила детёнышей 20 августа (Andren, Nilson 1976).

В большинстве литературных источников период рождения медянками детенышей описан приблизительно, без конкретных дат. Выявить географическую изменчивость сроков яйцеживорождения не представляется возможным.

Узорчатый полоз. У беременных самок узорчатого полоза, отловленных в Волжском бассейне, откладка яиц сильно растянута и длится с 6 июля по 15 августа (см. табл. 23). На мой взгляд, это связано, в первую очередь, со временем прихода весны, началом спаривания и температурными условиями каждого конкретного года. Например, в Самарской области самая ранняя по дате кладка отмечена 6 июля 2012 г. (в этом году первый полоз был обнаружен уже 16 апреля), самая поздняя – 15 августа 2011 г., когда первый полоз был встречен 24 апреля, а лето было прохладным и дождливым. В сравнении с обоими видами ужей, самки полоза откладывают яйца значительно позже, а сам период яйцекладки очень растянут.

Рассмотрим сроки откладки яиц самками из других регионов. Так, отловленные автором в Ульяновской области змеи отложили яйца с 16 июля по 1

августа, в Саратовской – с 6 по 17 июля, в Волгоградской – с 16 по 17 июля. Что касается последних двух регионов, то в литературе содержатся сведения о более раннем начале яйцекладки – в Саратовском – с конца июня до второй половины июля (Шляхтин и др., 2005б), в Волгоградском – в конце июня и в июле (Кубанцев и др., 1962). В более южных районах исследований откладка яиц у узорчатого полоза может происходить ещё раньше. К примеру, сообщалось об откладке 23 июня 1950 г. самкой яйца со сформировавшимся, но еще не одетым чешуйчатым покровом зародышем длиной 11 мм на юге междуречья Волги и Урала (Чернов, 1954). В Центральном Предкавказье самки откладывают яйца в мае – июне (Тертышников, 2002).

На основании имеющихся данных можно сделать вывод, что откладка яиц в более северных регионах происходит в целом позже, ее сроки сильно растянуты, по сравнению с южными регионами.

5.3. Количество потомства

Обыкновенный уж. Доля жировых яиц в кладках обыкновенного ужа из Самарской области варьирует от 0 до 11,1% и составляет в среднем 2,1%. В зарубежной литературе использован термин нежизнеспособные («non-viable») яйца (Luiselli, 1996; Luiselli et al., 1997), но авторы не уточняют, какие именно яйца в кладках считаются таковыми – только жировые или ещё не вылупляющиеся при инкубации (например, вследствие врожденных уродств). Тем не менее, в условиях Итальянских Альп доля нежизнеспособных яиц в кладках обыкновенного ужа весьма велика и составляет от 0–67% (в среднем 34%). Достоверной корреляции количества таких яиц с длиной самки, размерами кладки и массой детенышей этими авторами не выявлено.

Количество оплодотворённых яиц, отложенных каждой самкой обыкновенного ужа из Самарской области, варьирует от 7 до 23 ($14,4 \pm 2,16$). Полученные данные вписываются в ранее опубликованные лимиты для обыкновенного ужа в этом регионе. Так, В.Г. Баринов (1982) пишет, что на Самарской Луке самки откладывают от 9 до 28 яиц. А.Г. Бакиев и соавторы (2009),

дополнив данные Баринаова своими, указывают размер кладки от 7 до 28 яиц. Максимальное количество яиц, приведенное в обеих публикациях, несколько выше, чем отмечено мною. Очевидно, это связано с недостаточным объемом выборки ($n=9$) и небольшими размерами пойманных самок (570–925 мм, в среднем $737,4 \pm 36,08$), тогда как самки обыкновенных ужей в Самарской области могут достигать длины 1140 мм (Баринов, 1982).

В регионах европейской России, расположенных примерно на такой же широте, что и Самарская область, размеры кладок могут быть еще больше. Например, в Липецкой области самки обыкновенного ужа откладывают 6–26 (в среднем 13) яиц, а в Тамбовской – от 5 до 50 яиц ($19,00 \pm 1,49$) (Моднов, 2010). В Пензенской области встречаются кладки до 30 яиц (Ермаков, 1997), в Мордовии – от 6 до 35 яиц (Вечканов и др., 2007). В Ульяновской области зафиксированы кладки до 30 яиц (Кривошеев, 2006), в Татарстане от 10 до 35 яиц (Попов, 1949; Гаранин и др., 2000).

Рассмотрим литературные источники, относящиеся к более северным регионам. В Ивановской области средняя плодовитость равна $13,8 \pm 2,4$ (9–22 яиц) (Лазарева, 2003). На Среднем Урале количество яиц, откладываемых самками, варьирует от 6 до 35 (Вершинин, 2007). В Карелии обыкновенные ужи откладывают от 7 до 30 яиц (Ивантер, 1975).

Перейдем к данным из более южных регионов. В Саратовской области количество яиц в кладке варьирует от 8 до 26 (Шляхтин и др., 2005б). По данным из Волгоградской области, в яйцеводах вскрытых самок обнаружено от 10 до 25 яиц (Гордеев, 2012). В Ростовской области в кладках отмечается 10–23 яйца (Сластененко, 1940; Белик, 2011). По материалам из Калмыкии, обыкновенный уж откладывает от 8 до 24 яиц (Киреев, 1982; Ждокова, 2003). В Центральном Предкавказье количество яиц в кладке варьирует от 7 до 24 (Тертышников, 2002), в Западном Предкавказье – 10–23 ($15 \pm 0,4$) (Лукина, 1966). По информации из Ирана, размер кладки обыкновенного ужа составляет от 4 до 13 яиц (Shivari et al., 2011).

Н.Н. Щербак (1981) сообщает, что в долине реки Чикой (республика Бурятия) «10 июня 1972 года был добыт экземпляр с длиной туловища 810 мм, в его яйцеводах находилось 12 готовых к откладке яиц» (с. 126).

Из Европы имеются следующие данные. По материалам из Украинских Карпат, обыкновенные ужи откладывают в среднем 13 яиц, максимум – 28 яиц (Щербак, Щербань, 1980). В Белоруссии размер кладки варьирует от 6 до 26 яиц (Пикулик и др., 1988). М.Ф. Никитенко (1959), изучая ужей на территории, относящейся к Советской Буковине, сообщает, что «обычно кладки состоят из 12–18 яиц, причем в горной зоне в среднем в одной кладке бывает больше яиц, чем в предгорной» (с. 148). В Чехии молодые самки (с длиной тела около 70 см) откладывают примерно по 10 яиц, а самки крупнее и старше (до 100 см) откладывают больше яиц (иногда до 50 штук) (Mikátová et al., 2001a). В Итальянских Альпах обыкновенные ужи ($n=19$) откладывают 4–24 яйца (с учетом жировых), в среднем $9,16 \pm 5,43$.

Представленная информация противоречива и не позволяет сделать какие-либо выводы о географической изменчивости плодовитости обыкновенного ужа.

Водяной уж. Доля жировых яиц в кладках водяного ужа из Самарской области варьирует от 0 до 16,7% и составляет в среднем 1,8%. Похожие цифры получены автором для обыкновенного ужа – процент таких яиц в кладках варьирует от 0 до 11,1% и составляет в среднем 2,1%. Таким образом, средние значения доли жировых яиц у обоих видов ужей практически не отличаются.

Количество оплодотворённых яиц, отложенных каждой самкой водяного ужа из Самарской области, варьирует от 8 до 22 ($14,8 \pm 1,37$). По литературным данным (Бакиев и др., 2009), в яйцеводах вскрытых самок, пойманных в этом регионе, обнаружено от 7 до 36 яиц.

Обратимся к опубликованным сведениям из более южных регионов. В Саратовской области отмечаются кладки от 8 до 17 яиц (Табачишина, 2004). В Калмыкии водяной уж откладывает 2–13 яиц (Ждокова, 2003). В Центральном Предкавказье зафиксированы кладки до 28 яиц (Тертышников, 2002). С.А. Черновым (1954) на Юге междуречья Волги и Урала в окрестностях Харькина у

самки длиной 75 см в правом яйцевом обнаружено 5, а в левом – 4 яйца. В Туркменистане, у самки водяного ужа длиной 800,5 мм, встреченной 4 июля 1978 г., в яйцеводах было 24 готовых к откладке яйца (14 в левом и 10 в правом); у другой, добытой 7 июля 1969 г., обнаружено 21 яйцо. «По-видимому, яйца откладываются не одновременно, а поочередно – сначала из одного яйцевода, а затем из другого. Это следует из того, что яйца в правом яйцевом первой самки лежали ближе к клоаке, а в левом были несколько оттеснены назад» (Атаев, 1985, с. 237). В Узбекистане ужи откладывают от 5 до 17 яиц (Богданов, 1960), в горах Северного Таджикистана – до 24 яиц (Хидоров, 2006), в Киргизии от 4 до 18 (Яковлева, 1964).

Рассмотрим зарубежную литературу, относящуюся к Европе и Юго-Западной Азии. По материалам из Восточной Германии, 8 самок, содержащихся в террариумных условиях, отложили от 2 до 18 яиц (без учета жировых) (Velenský et al., 2011). Средний размер кладки водяного ужа в Македонии составляет $9,1 \pm 2,3$, варьируя от 1 до 20 (Ajtić et al., 2013). По данным из Израиля, отловленные в природе беременные самки откладывают в террариумах в среднем 12–13 яиц (Perry, Dmi'el, 1988).

Остановимся подробнее на особенностях репродуктивной биологии водяного ужа в Центральной Италии. Л. Луизелли и Л. Ругиеро (Luiselli, Rugiero, 2005) изучали данный вид в холмистой долине Рио Фиум в горах Толфа (Rio Fiume, Tolfa Mountains), в 60-ти км севернее Рима. Количество яиц определялось авторами методом пальпации и составило от 5 до 29 штук. М. Капула и соавторы (Capula et al., 2011), в число которых входят предыдущие два автора, в другой работе пишут, что в месте под названием «Рота», количество потомства, полученного от 44 самок, составляло в среднем 6 яиц (1–10). Отмечу, что такая огромная разница в плодовитости вида в условиях одного района исследований удивляет. Можно предполагать, что это связано с разными микроклиматическими условиями в местах исследований, но точные объяснения могут дать только авторы.

Похоже, в Волжском бассейне плодовитость водяного ужа снижается с севера на юг. Что касается других регионов, то сделать однозначных выводов из имеющейся информации не представляется возможным.

Обыкновенная медянка. По авторским данным, доля жировых яиц в помётах обыкновенных медянок из Волжского бассейна варьирует от 0% до 33,33% и составляет в среднем 4,02%. Среднее и максимальное значения доли жировых яиц в помётах медянок, по полученным автором цифрам, выше таковых в кладках обыкновенного и водяного ужей. Сравнительных сведений по рассматриваемому виду в доступной литературе найти не удалось.

Доля мертворождённых в этих помётах варьирует от 0 до 54,55% и составляет в среднем 5,15%. Согласно литературным материалам, в условиях Итальянских Альп средний процент мертворожденных значительно выше – 14% (от 0 до 50%) (Luiselli et al., 1996). В этой же работе приводится информация о том, что данный показатель сильно зависит от длины самки – с ее увеличением доля мертворожденных в помёте снижается (рис. 26).

Построим такой же график, используя авторские сведения из Волжского бассейна, для удобства сравнения высчитав полную длину ($L.total$) беременных самок и долю мертворожденных в помёте без учета жировых яиц (рис. 27). Число мертворожденных детенышей отрицательно коррелирует с длиной самки ($r=-0,12$), но эта корреляция статистически не значима ($t_{\phi}=0,53$; $P>0,05$). Из рис. 27 видно, что из общей тенденции выбивается довольно крупная самка с $L.total$ 65,5 см, с 6-ю мертвыми детенышами из 11. На мой взгляд, необычно высокий показатель смертности в данном случае может говорить о том, что самка была больна или повреждена при поимке и транспортировке. Вследствие можно констатировать, что зависимость, отмеченная зарубежными авторами (Luiselli et al., 1996), в целом подтверждается.

Количество родившихся живых детенышей у обыкновенных медянок из Волжского бассейна варьирует от 3 до 14 ($7,4\pm 0,62$; $n=162$). Рассмотрим авторские данные для каждого исследованного региона в отдельности (см. табл. 22).

В Самарской области медянки рожают от 3 до 14 живых детенышей ($7,7 \pm 0,67$; $n=146$). По литературным материалам, относящимся к этому региону, 6 медянок, отловленных беременными, родили в условиях террариума по 6–11 детенышей (Бакиев и др., 1996), а у вскрытых самок обнаруживалось от 12 до 19 яиц (Бакиев и др., 2009).

Две самки, отловленные автором на юге Ульяновской области, родили 6 и 7 детенышей ($6,5 \pm 0,50$). Единственная самка, пойманная автором в Саратовской области, родила 3 детеныша. Согласно опубликованным сведениям, в этом регионе у медянок бывает от 2 до 15 детенышей (Шляхтин и др., 2005б). Обратимся к литературным данным из более южных регионов.

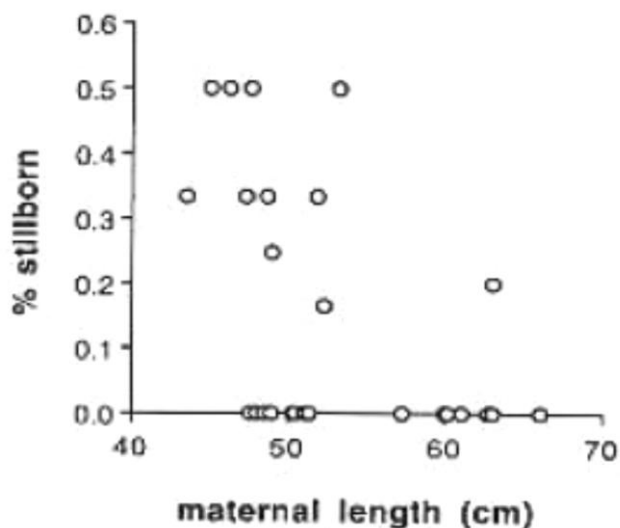


Рис. 26. Соотношение *L.total* самок и количества мертворождённых в помётах обыкновенной медянки из Итальянских Альп (из: Luiselli et al., 1996)

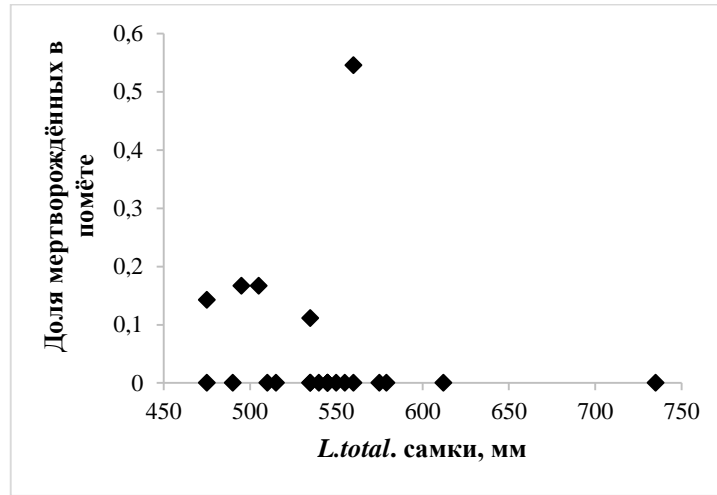


Рис. 27. Соотношение *L.total* самок и количества мертворождённых в помётах обыкновенной медянки из Волжского бассейна

Д.А. Гордеев (2012) пишет, что в Волгоградской области самка рождает 5–12 детенышей. В Ростовской области число детенышей может достигать 13 штук (Сластененко, 1940). В.А. Киреев (1983), описывая размножение медянки в Калмыкии, сообщает: «в яйцеводах самок развивается от 2 до 13 яиц» (с. 86). По данным М.Ф. Тертышникова (2002), в Центральном Предкавказье плодовитость находится «в пределах 16 экземпляров» (с. 155). В Крыму, по одним литературным свидетельствам (Киселев, 1950; цит. по Щербак. 1966), обыкновенные медянки откладывают 2–15 яиц, по другим – 4–10, в среднем 6,8 ($n=5$) размерами 27–34×18–22 мм (в среднем 31,3×20,6; $n=8$) (Кукушкин, Свириденко, 2003).

Из более северных регионов имеется следующая информация. П.В. Терентьев (1935) для трех вскрытых самок (*L.* 539,0, 507,0 и 477,8 мм) из Чувашии указывает соответственно 7, 10 и 6 яиц, «в коих трудно было трудно усмотреть развившийся эмбрион» (с. 58), и диапазоны их размеров (16,8–28,2×9,6–11,9 мм), а также средний объем – 1,32 см³. В Нижегородской области медянка откладывает по 9–13 перепончатых яиц (Пузанов и др., 1955), в Калужской – от 6 до 9 (Кунаков, 1979). В Окском заповеднике зарегистрирован случай рождения самкой 5 детенышей (Приклонский и др., 1997).

Рассмотрим литературу, затрагивающую репродуктивную биологию медянки в Европе. По материалам С.М. Дробенкова (Drobenkov, 2000), в Белоруссии плодовитость самок ($n=12$) довольно низка: от 5 до 10 новорожденных ($6,9\pm 0,4$) ежегодно. На западе Украины самка длиной 745 мм родила 5 детенышей, но при вскрытии у нее в яйцеводах обнаружилось ещё 2 яйца размером $4,5\times 37$ и $4,3\times 37$ мм с хорошо развитыми змейками (Щербак, Щербань, 1980). В Польше одна медянка может родить от 4 до 19 детенышей (Juszczuk, 1974). В Чехии самки обычно рожают от 2 до 19 детенышей (чаще 5–8 детенышей) (Baruš et al., 1992). По данным из Нидерландов, средний размер кладки обыкновенной медянки составляет 7,6 (Strijbosch, Gelder, 1993). На юге Англии размер кладки варьирует от 3 до 11, со средним значением 7,1 ($n=23$) (Reading, 2004b), по другим данным (Gooddard, Spellerberg, 1980), относящимся также к Англии, количество помёта варьирует от 1 до 6 детенышей, причем в двухгодичном репродуктивном цикле. По материалам из Итальянских Альп, самки ($n=28$) воспроизводят от 2 до 8 новорожденных ($5,0\pm 1,81$) (Luiselli, Capula, 1996). Отрывочные сведения имеются также из Турции, где самка длиной 700 мм родила 8 детенышей (Andren, Nilson 1976).

Рассмотренные данные не позволяют сделать вывод о географической изменчивости плодовитости обыкновенной медянки в Волжском бассейне и за его пределами.

Узорчатый полоз. Доля жировых яиц в кладках узорчатого полоза из Волжского бассейна варьирует от 0 до 40%, и составляет в среднем 5,2%. Сравнивая эти данные с цифрами, относящимися к рассмотренным выше видам ужовых Волжского бассейна, можно сделать вывод, что в кладках узорчатого полоза доля жировых яиц может быть значительно больше, чем у обыкновенного ужа, водяного ужа и обыкновенной медянки.

Количество оплодотворённых яиц, отложенных каждой пойманной самкой, варьирует от 3 до 17 ($9,7\pm 0,60$). Рассмотрим данные для каждого исследованного региона отдельно.

У самок из Самарской области доля жировых яиц варьирует от 0 до 37,5% и составляет в среднем 5,6%. Количество оплодотворённых яиц – от 5 до 14 ($9,1 \pm 0,62$), что вписывается в опубликованные сведения, относящимся к этому же региону, согласно которым в яйцеводах самок находили 12–14 яиц (Бакиев и др., 2009). В Ульяновской области доля жировых яиц меняется от 0 до 40% (в среднем 6,5%). Кладки состоят из 3–16 оплодотворённых яиц ($11,7 \pm 1,77$). Самки из Саратовской области имеют в кладках от 0 до 11,1% жировых яиц (в среднем 3,7%). Количество жизнеспособных яиц варьирует у них от 8–11 ($10,0 \pm 1,00$). Согласно литературным данным из этой области (Шляхтин и др., 2005б), размер кладок может достигать 22 яиц. В Волгоградской области доля жировых яиц составляет в среднем 2,8%, варьируя от 0 до 8,3%. Количество оплодотворённых яиц варьирует от 5 до 11 ($8,0 \pm 1,73$). Согласно литературе (Гордеев, 2012), кладка самок из данного региона может состоять из 8–15 яиц ($8,8 \pm 1,03$) и даже из 16-ти яиц (Кубанцев и др., 1962). Для Калмыкии указывается ещё большее количество яиц: 8–22 (Киреев, 1983). В Центральном Предкавказье отмечены кладки из 6–15 яиц (Тертышников, 2002). На Украине узорчатый полоз откладывает от 5 до 24 яиц (Червона книга України, 2009).

Как видно из рассмотренных материалов, максимальное количество яиц, откладываемых узорчатым полозом, увеличивается с севера на юг. Тем не менее, отсутствие средних значений не позволяет делать однозначных выводов о географической изменчивости плодовитости данного вида змей. Следует отметить, что размер кладки зависит от параметров самки, из чего следует методическая рекомендация: описывая количество яиц в каждой кладке, желательно указывать длину и массу самки-матери.

5.4. Размеры яиц

Обыкновенный уж. Параметры оплодотворённых яиц (длина l , диаметр d , индекс d/l , выражающий форму яйца, объем V), измеренных автором в кладках обыкновенных ужей из Самарской области, представлены в табл. 24. Здесь же

приведены объем выборки (n), минимум–максимум и средние значения с ошибкой ($M\pm m$) представленных признаков.

Таблица 24

Характеристика оплодотворённых яиц, измеренных в кладках обыкновенного ужа из Самарской области

<i>L.corp.</i> самок (мм)	Параметры яиц			
	<i>l</i> (мм)	<i>d</i> (мм)	<i>d/l</i>	<i>V</i> (мм ³)
	<i>n</i> <i>M±m</i> <i>min–max</i>			
570	7 32,7±0,62 30,4–34,8	7 14,6±0,14 14,3–15,3	7 0,45±0,011 0,41–0,49	7 3670,4±81,59 3331,4–4027,3
630	8 33,8±0,56 32,6–37,3	8 15,4±0,31 13,7–16,2	8 0,46±0,015 0,39–0,50	8 4211,9±130,26 3432,1–4570,3
680	11 29,7±0,42 28,1–32,7	11 17,5±0,16 16,8–18,5	11 0,59±0,012 0,51–0,66	11 4763,2±64,15 4443,1–5157,9
685	7 30,7±0,72 28,3–34,3	7 15,5±0,19 14,4–15,9	7 0,51±0,015 0,45–0,55	7 3842,4±101,50 3455,0–4276,7
765	14 31,9±0,40 29,9–35,5	14 17,8±0,17 16,1–18,8	14 0,56±0,011 0,48–0,61	14 5271,8±88,13 4540,7–5754,4
770	21 28,8±0,32 27,0–32,8	20 18,1±0,14 16,7–19,0	20 0,63±0,010 0,54–0,68	20 4921,8±71,19 4376,6–5440,8
777	21 30,3±0,27 27,9–33,4	21 18,6±0,22 16,1–20,2	21 0,61±0,010 0,51–0,68	21 5461,0±123,60 4257,7–6694,0
835	15 28,6±0,47 25,4–32,9	16 18,7±0,13 17,5–19,5	14 0,66±0,014 0,55–0,76	14 5250,8±79,87 4884,2–5892,1
925	22 30,9±0,57 26,7–35,3	22 18,5±0,23 17,2–20,2	20 0,60±0,019 0,49–0,75	20 5485,1±64,30 5078,3–6039,4

Длина 126 яиц, измеренных в кладках обыкновенного ужа из Самарской области, варьирует от 25,4 до 37,3 мм (30,4±0,20). Диаметр этих яиц – от 13,7 до 20,2 мм (17,7±0,13). Сравним полученные цифры с материалами из других регионов (табл. 25).

Размеры яиц в кладках обыкновенного ужа из Волжского бассейна и других регионов

Район исследования	Источник	Яйца							
		<i>n</i>	<i>l</i> (мм)			<i>n</i>	<i>d</i> (мм)		
			<i>min</i>	<i>max</i>	<i>M±m</i>		<i>min</i>	<i>max</i>	<i>M±m</i>
Советская Буковина	Никитенко, 1959	–	20	25	–	–	10	18	–
Западное Предкавказье	Лукина, 1966	–	20	31	–	–	9	21	–
Белоруссия	Пикулик и др., 1988	350	16,2	38,7	–	350	13,2	23	–
Украинские Карпаты	Щербак, Щербань, 1980	–	–	32	–	–	–	19	–
Бурятия	Щербак, 1981	–	–	–	12	–	–	–	30
Монголия	Ананьева и др., 1997	–	23	32	–	–	12	23	–
Липецкая обл.	Климов и др., 1999; цит. по: Моднов, 2010	–	–	–	26	–	–	–	14
Татарстан	Павлов, Замалетдинов, 2002	–	–	–	29	–	–	–	14
Центральное Предкавказье	Тертышников, 2002	–	25	38	–	–	14,0	22	–
Калмыкия	Ждокова, 2003	–	35,0	38,0	–	–	14,5	21,5	–
Саратовская обл.	Табачишина, 2004	53	25,7	33,2	27,8±0,14	53	15,2	19,8	18,0±0,09
Ульяновская обл.	Кривошеев, 2006	–	25	–	–	–	12	–	–
Тамбовская обл.	Моднов, 2010	–	25	35	26,65±0,22	–	15	25	16,75±0,23
Ростовская обл.	Белик и др., 2011	–	20	31	–	–	9	21	–
Самарская обл.	данные автора, 2014, 2015	126	25,4	37,3	30,4±0,20	126	13,7	20,2	17,7±0,13

С помощью *t*-критерия Стьюдента выявлены статистически значимые ($P < 0,001$) различия средних значений размеров яиц в кладках обыкновенного ужа из Самарской и Саратовской областей (для длины яиц $t_{\phi} = 8,10$) – в первом регионе они более удлинённые. Как было доказано ранее (Клёнина, Бакиев, 2014), форма яиц зависит от их количества в кладке, а количество яиц от длины и массы производителя. В связи с тем, что конкретных размеров самок-матерей И.Е. Табачишина (2004) не приводит, говорить о географической изменчивости

размеров яиц обыкновенного ужа преждевременно. Добавлю, что большая часть данных приводится в литературе без указания средних значений, их ошибки и объемов выборок, что делает их непригодными для статистических сравнений и не позволяет делать какие-либо выводы о географической изменчивости размеров яиц в кладках обыкновенного ужа.

Водяной уж. Параметры оплодотворённых яиц (длина l , диаметр d , индекс d/l , выражающий форму яйца, объем V), измеренных автором в кладках водяных ужей из Самарской области, представлены в табл. 26. Здесь же приведены объем выборки (n), минимум и максимум, и средние значения с ошибкой ($M \pm m$) представленных признаков.

Длина 195 яиц, измеренных в кладках водяного ужа из Самарской области, варьирует от 28,6 до 43,0 мм ($34,9 \pm 0,22$). Диаметр 202 замеренных яиц варьирует от 16,3 до 22,9 мм ($19,8 \pm 0,09$). По полученным данным, минимальные, средние и максимальные значения размера яиц в кладках водяного ужа выше, чем у обыкновенного.

Рассмотрим литературные материалы из разных регионов. В Самарской области 17 яиц, отложенных самками в террариумах, имели размеры 16–17×31–36 мм (Бакиев и др., 2009). А.Г. Бакиев (личное сообщение) поймал в Хвалынском районе Саратовской области 11 мая 2006 г. несколько самок. В условиях неволи одна из них отложила 7 яиц 17 июля, вторая ($L=660$ мм) – 20 июля 4 яйца. Размеры яиц составили 15–18×33–45 мм. 20 августа какая-то самка (все самки к этому времени содержались в одном террариуме) отложила одно крупное яйцо размерами 18×55 мм. Г.В. Шляхтин и соавторы (2005б) пишут, что размер откладываемых яиц в этом регионе меняется в диапазоне 31–38×15–19 мм.

М.Ф. Тертышников (2002) сообщает, что в Центральном Предкавказье в кладках водяных ужей содержатся яйца размером 32–38×15–19 мм. В Киргизии размеры яиц составляют 32–35×15–16 мм, в редких случаях 24×11 (Яковлева, 1964).

Для однозначных выводов о географической изменчивости параметров яиц в кладках водяного ужа имеющихся сведений недостаточно.

Характеристика оплодотворённых яиц, измеренных в кладках водяного ужа из Самарской области

<i>L.corp.</i> самок (мм)	Параметры яиц			
	<i>l</i> (мм)	<i>d</i> (мм)	<i>d/l</i>	<i>V</i> (мм ³)
	<i>n</i> <i>M±m</i> <i>min-max</i>			
629	8	7	7	7
	39,8±0,85 35,2–43,0	18,0±0,29 16,9–19,2	0,46±0,012 0,41–0,49	6771,0±302,03 5569,3–7897,3
657	8	8	8	8
	38,7±0,59 36,2–41,6	17,4±0,20 16,3–18,0	0,45±0,007 0,43–0,49	6151,8±197,32 5242,0–7081,7
700	10	10	10	10
	38,1±0,65 35,7–42,1	18,3±0,20 17,5–19,3	0,48±0,011 0,42–0,53	6694,8±137,15 6231,8–7473,9
710	8	7	7	7
	33,6±0,55 31,4–35,5	20,0±0,18 19,2–20,8	0,59±0,014 0,56–0,66	7049,3±138,68 6518,9–7432,5
720	13	13	13	13
	33,3±0,64 29,8–38,8	19,4±0,20 18,0–20,2	0,59±0,015 0,46–0,66	6541,2±113,79 5978,1–7276,1
746	17	17	17	17
	35,7±0,60 31,9–38,8	20,3±0,17 19,1–21,8	0,57±0,013 0,50–0,65	7682,1±126,24 6863,0–8470,4
765	7	9	7	7
	38,6±0,93 36,1–42,8	18,4±0,30 16,9–19,4	0,48±0,017 0,40–0,54	6796,6±149,27 6361,2–7421,1
780	21	21	21	21
	32,4±0,45 28,6–36,2	20,4±0,15 19,3–21,7	0,63±0,011 0,56–0,74	7054,6±129,59 6044,3–8254,8
830	16	18	16	16
	34,8±0,55 31,8–38,1	20,8±0,24 19,2–22,5	0,61±0,016 0,47–0,67	7852,1±149,13 6788,5–8584,1
835	19	20	18	18
	35,8±0,50 32,0–39,1	21,3±0,19 19,5–22,9	0,60±0,012 0,51–0,68	8511,3±127,68 7406,4–9296,8
845	14	15	14	14
	32,8±0,33 31,1–35,6	19,6±0,20 18,0–20,6	0,60±0,007 0,54–0,64	6624,6±172,10 5295,4–7350,4
865	14	15	14	14
	33,7±0,48 30,1–36,6	18,3±0,27 16,3–20,0	0,54±0,015 0,48–0,65	5846,5±127,21 4752,5–6422,4
870	19	20	19	19
	35,8±0,65 31,4–40,9	20,6±0,23 18,6–22,5	0,58±0,014 0,47–0,67	7990,5±181,21 5696,6–8946,9
950	21	22	21	21
	32,9±0,28 29,4–36,1	20,0±0,16 18,5–21,2	0,61±0,008 0,51–0,66	6877,8±111,97 5546,8–7709,4

Узорчатый полоз. Параметры оплодотворённых яиц (длина l , диаметр d , индекс d/l , выражающий форму яйца, объем V), измеренных автором в кладках узорчатых полозов из Волжского бассейна, представлены в табл. 27. Здесь же приведены объем выборки (n), минимум–максимум и средние значения с ошибкой ($M \pm m$) названных признаков.

Длина 281 яйца, измеренного в кладках самок узорчатого полоза из Волжского бассейна, варьирует от 31,9 до 63,0 мм ($43,4 \pm 0,32$ мм). Диаметр 288 замеренных яиц – от 19,0 до 27,2 мм ($23,3 \pm 0,10$ мм). По полученным данным, минимальные, средние и максимальные значения размера яиц в кладках узорчатого полоза выше, чем у обоих видов ужей. Сопоставление полученных значений по узорчатому полозу с данными из других регионов не позволяет сделать однозначных выводов о географической изменчивости размеров яиц в кладках этого вида (табл. 28).

Сравним авторские данные между собой. С помощью t -критерия Стьюдента выявлены статистически значимые ($P < 0,001$) различия средних значений размеров яиц в кладках полозов из Самарской и Ульяновской (для длины яиц $t_{\phi} = 4,56$ и для их диаметра $t_{\phi} = 4,76$), Ульяновской и Саратовской (для диаметра яиц $t_{\phi} = 5,89$), Ульяновской и Волгоградской (для длины яиц $t_{\phi} = 4,37$) областей. На 1%-ном уровне значимости отличаются кладки из Ульяновской и Волгоградской (для диаметра яиц $t_{\phi} = 2,83$), Волгоградской и Саратовской (для длины яиц $t_{\phi} = 3,42$), на 5%-ном – Самарской и Саратовской (для длины яиц $t_{\phi} = 2,40$), Саратовской и Волгоградской (для диаметра яиц $t_{\phi} = 2,29$) областей. Различия между кладками узорчатого полоза из Самарского и Волгоградского регионов (для длины яиц $t_{\phi} = 1,05$ и для их диаметра $t_{\phi} = 0,45$) статистически не значимы.

Полученные автором результаты о размерах яиц узорчатых полозов из Саратовской области отличаются от литературных данных, относящихся к этому же региону (Шляхтин и др., 2005б). Различия для длины яиц статистически недостоверны на 5%-ном уровне значимости ($t_{\phi} = 1,39$), а для диаметра достоверны на 0,1%-ном уровне значимости ($t_{\phi} = 5,65$). На мой взгляд, это может быть связано с недостаточным объемом моей выборки и с отсутствием в ней крупных самок.

Характеристика отловленных в Волжском бассейне беременных самок узорчатого полоза и отложенных ими оплодотворённых яиц

Область	<i>L.corp.</i> самок (мм)	Параметры яиц											
		<i>l</i> (мм)			<i>d</i> (мм)			<i>d/l</i>			<i>V</i> (мм ³)		
		<i>n</i>	<i>min-max</i>	<i>M±m</i>	<i>n</i>	<i>min-max</i>	<i>M±m</i>	<i>n</i>	<i>min-max</i>	<i>M±m</i>	<i>n</i>	<i>min-max</i>	<i>M±m</i>
Самарская	725	6	50,7–56,6	53,5±0,96	6	20,2–23,1	21,5±0,43	6	0,36–0,46	0,40±0,015	6	11974,6–14158,3	12902,4±328,16
	735	10	35,1–44,8	39,0±1,01	11	21,4–25,2	22,9±0,35	10	0,48–0,68	0,60±0,022	10	9961,7–12728,5	10822,3±239,27
	740	7	46,0–63,0	52,3±2,07	7	20,0–24,0	22,0±0,49	7	0,32–0,48	0,43±0,021	7	11651,5–16277,8	13213,9±568,26
	745	5	41,0–52,0	48,8±1,98	5	19,0–24,0	20,8±0,86	5	0,38–0,51	0,43±0,026	5	9446,2–15373,4	11126,8±1098,24
	745	9	40,0–52,0	44,2±1,23	9	20,0–25,0	22,3±0,50	9	0,42–0,57	0,51±0,014	9	8792,0–15700,0	11626,8±698,77
	770	7	38,8–58,2	47,2±2,39	6	20,5–21,9	21,2±0,24	6	0,35–0,54	0,45±0,025	6	8784,9–12800,0	11318,1±586,00
	790	8	47,0–60,0	51,1±1,49	8	22,0–26,0	24,1±0,48	8	0,38–0,55	0,48±0,019	8	13171,3–17662,5	15554,5±548,11
	805	7	38,3–50,8	45,6±1,78	7	20,6–23,4	22,2±0,45	7	0,42–0,61	0,49±0,025	7	9473,5–13717,8	11775,3±580,46
	815	11	39,2–50,0	44,4±1,07	11	20,8–24,1	22,9±0,31	11	0,47–0,61	0,52±0,014	11	9803,8–14529,2	12206,0±477,87
	815	11	35,0–47,0	39,1±1,31	11	20,0–22,0	21,4±0,20	11	0,43–0,63	0,55±0,019	11	8077,7–10891,6	9324,9±294,44
	830	12	36,3–49,2	40,1±1,05	12	22,5–26,7	24,1±0,40	11	0,46–0,70	0,61±0,020	11	9829,2–14923,2	12323,4±483,67
	835	7	39,0–51,0	42,9±1,50	7	21,0–23,0	21,7±0,36	7	0,41–0,55	0,50±0,020	7	9000,8–13842,2	10921,6±610,32
	845	14	38,0–47,0	41,6±0,71	14	21,0–27,0	23,9±0,44	14	0,48–0,67	0,58±0,015	14	9693,2–16023,4	12523,5±489,94
	850	10	32,0–48,0	42,8±1,41	10	20,5–27,0	22,6±0,62	10	0,44–0,69	0,53±0,026	10	8105,4–16023,4	11484,5±690,29
	850	12	42,0–50,0	43,6±0,73	12	24,0–27,0	25,7±0,28	12	0,48–0,64	0,59±0,014	12	13737,5–16404,9	15003,0±232,89
915	7	41,0–51,0	45,4±1,43	7	24,0–26,0	24,6±0,30	7	0,47–0,62	0,54±0,022	7	13263,4–15373,4	14323,0±332,32	
970	10	40,3–56,8	47,2±1,40	9	21,7–25,3	24,0±0,36	9	0,42–0,59	0,51±0,017	9	11508,4–16849,5	14337,9±605,60	
Ульяновская	750	3	47,0–51,2	48,7±1,30	3	19,8–20,6	20,3±0,26	3	0,39–0,44	0,42±0,016	3	10396,4–10659,0	10530,6±75,87
	845	10	42,4–51,0	46,6±0,85	10	24,1–25,4	24,9±0,13	10	0,49–0,60	0,54±0,011	10	13587,6–16598,0	15087,7±289,05
	850	13	35,0–45,0	39,1±0,77	13	22,0–26,0	24,7±0,35	13	0,56–0,72	0,63±0,013	13	9689,5–15919,8	12518,4±471,00
	930	10	37,8–48,6	43,2±0,94	13	21,8–26,5	24,6±0,42	10	0,45–0,63	0,56±0,016	10	9780,4–16778,9	13356,4±592,27
	950	10	41,6–48,9	45,7±0,84	10	21,7–25,3	23,6±0,32	10	0,47–0,57	0,52±0,011	10	10764,3–15104,7	13306,9±436,62
	975	15	33,2–40,9	36,5±0,57	16	22,3–25,3	23,5±0,21	15	0,58–0,74	0,64±0,010	15	8609,2–11941,1	10511,1±274,65
	975	16	31,9–43,3	38,2±0,72	17	20,7–26,2	24,2±0,30	16	0,48–0,74	0,64±0,016	16	9377,0–13164,6	11741,8±272,30
Саратовская	785	8	42,0–53,4	46,8±1,41	8	21,0–23,4	22,6±0,32	8	0,39–0,55	0,49±0,018	8	11000,7–14546,6	12518,4±406,19
	800	8	36,6–43,7	40,6±0,92	11	21,0–24,6	22,8±0,35	8	0,48–0,63	0,56±0,018	8	9022,4–12889,7	10895,8±470,66
	862	11	35,4–41,4	39,1±0,67	11	20,9–23,3	22,0±0,27	11	0,52–0,65	0,57±0,014	11	9052,5–11307,7	9888,6±247,15
Волгоградская	690	5	43,2–53,6	47,4±1,71	5	21,2–22,4	21,9±0,24	5	0,40–0,52	0,47±0,019	5	10811,7–12947,1	11909,2±373,53
	740	8	43,4–52,7	46,0±1,01	8	22,3–23,1	22,8±0,12	8	0,42–0,52	0,50±0,011	8	11294,8–13715,1	12489,6±256,62
	880	11	41,2–54,1	44,8±1,07	11	21,8–27,2	24,1±0,44	11	0,41–0,60	0,54±0,016	11	10711,8–17519,9	13607,3±517,41

Размеры яиц в кладках узорчатого полоза из Волжского бассейна и других регионов

Район исследований	Источник	Яйца							
		n	l (мм)			n	d (мм)		
			min	max	M±m		min	max	M±m
Самарская обл.	Данные автора	153	32,0	63,0	44,5±0,45	152	19,0	27,0	23,0±0,15
Ульяновская обл.		77	31,9	51,2	41,1±0,55	82	19,8	26,5	24,1±0,15
Саратовская обл.		27	35,4	53,4	41,8±0,85	30	20,9	24,6	22,5±0,19
Саратовская обл.	Шляхтин и др., 2005б	40	36,0	46,1	40,7±0,32	40	18,2	25,0	20,8±0,21
Волгоградская обл.	Данные автора	24	41,2	54,1	45,7±0,69	24	21,2	27,2	23,2±0,27
Волгоградская обл.*	Гордеев, 2012	96	38,3	44,6	39,5±0,73	96	19,1	27,0	21,7±0,45
Калмыкия	Киреев, 1983; Ждокова, 2003	–	43	52	–	–	18	25	–
Центральное Предкавказье	Тертышников, 2002	–	48,0	52,0	–	–	17,0	25,0	–
Узбекистан*	Богданов, 1960	–	33	35	–	–	16	17	–
Таджикистан*	Саид-Алиев, 1979	–	28,1	47,0	40,5±3,27	–	16,0	19,1	17,9±0,61
Киргизия*	Яковлева, 1964	25	30	56	41,23±1,04	25	11	28	16,71±0,75
Казахстан	Параскив, 1956	–	50	52	–	–	–	–	–
Монголия	Ананьева и др., 1997	–	25	50	–	–	17	25	–
Дальний Восток	Емельянов, 1929	–	41	49	–	–	22	25	–

* – данные, полученные в результате вскрытия беременных самок

Сведения о размерах яиц в кладках самок из Волгоградской области, Таджикистана и Киргизии получены в результате вскрытия этих змей, что не позволяет использовать их в настоящем сравнении. Сделать какие-либо выводы о географической изменчивости размеров яиц пока не представляется возможным.

5.5. Инкубация кладок

Обыкновенный уж. Шесть кладок, полученных от самок обыкновенного ужа из Самарской области, были помещены в контейнеры с влажным вермикулитом, которые располагались в тёмных ящиках с различными температурными условиями (табл. 29). Графики суточных изменений температуры показаны на рис. 28. Результаты инкубации представлены в табл. 30.

Таблица 29

Температурная характеристика инкубации кладок обыкновенного ужа

№ ящика	Температура, °С			Примечание
	min	max	M±m	
1	20,9	30,1	26,9±0,04	«тёплый» ящик с суточными перепадами температур 9,2°
2	27,8	30,5	28,9±0,01	«тёплый» ящик с минимальными перепадами температур 2,7°
3	21,7	27,6	25,1±0,02	«холодный» ящик с суточными перепадами температур 5,9°
4	24,6	26,1	24,9±0,01	«холодный» ящик с минимальными перепадами температур 1,5°

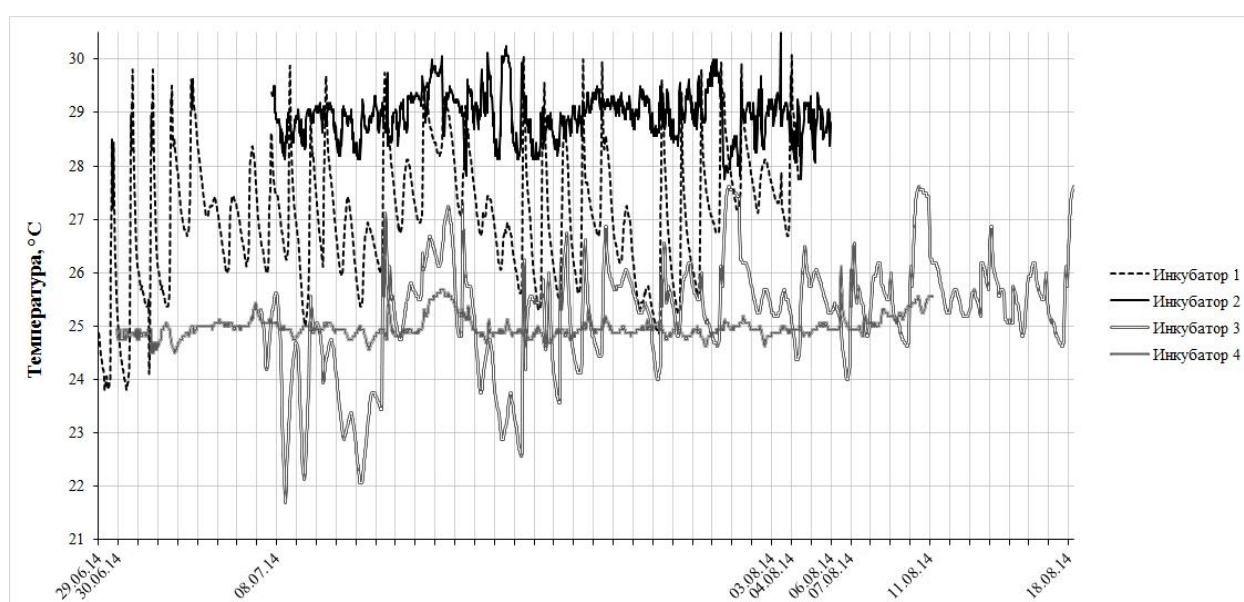


Рис. 28. Суточные изменения температуры в ящиках с кладками обыкновенного ужа

Наименьшие сроки инкубации (28 дней) отмечены в ящике 2, при средней температуре 28,9° с суточными перепадами 2,7°. В ящике 1, где средняя температура была ниже на 2 градуса (26,9°), а суточные перепады доходили до 9,2°, вылупление произошло на 6–7 дней позже (34–35 дней инкубации).

Дольше всех инкубировалась одна из двух кладок в ящике 4: при стабильной средней температуре 25,0° с суточными колебаниями 1,5° детеныши проклюнулись через 41 день. Вторая кладка инкубировалась 37 дней. Разница в четыре дня может быть объяснена разной стадией развития эмбрионов в яйцах в момент их откладки самками. В ящике 3, при той же средней температуре (25,0°), но не такой стабильной, как в ящике 4 (перепад 5,9°), детеныши вышли из яиц через 40 дней.

Таблица 30

Результаты инкубации кладок обыкновенного ужа в разных температурных условиях

<i>L.corp.</i> самки	№ ящика	Дата откладки	Дата вылупления	Инкубация, дней
777	1	29.06.2014	03.08.2014	34
765	1	29.06.2014	04.08.2014	35
570	2	08.07.2014	06.08.2014	28
685	3	08.07.2014	18.08.2014	40
770	4	30.06.2014	07.08.2014	37
630	4	30.06.2014	11.08.2014	41

Полученные данные о сроках инкубации соответствуют ряду опубликованной информации. Так, кладка из 17 яиц, полученная от самки, пойманной в окрестностях Тулы, при температуре 24–27° инкубировалась 31 день (Рябов, 2004). В Татарстане инкубационный период длится 22–40 дней (Попов, 1949). Кладки самок обыкновенного ужа из Тамбовской области инкубировались 27–35 суток при температуре 37–31° днем и 17–19° ночью,

что примерно соответствовало температурному режиму в естественных условиях (Моднов, 2010). Кладки самок, отловленных в Самарской области, при температуре 28–30° инкубировались от 29 до 35 суток (Бакиев и др., 2004). В Саратовской области инкубационный период при температуре 23,5–31,9° продолжается 33–41 (в среднем 35,1) суток (Табачишина, 2004). С.В. Кудрявцев и соавторы (1991) пишут, что при температуре 29° инкубация яиц у самок рода *Natrix* длится 23–30 дней.

Другие литературные источники свидетельствуют о том, что кладки обыкновенного ужа могут инкубироваться дольше. Например, инкубационный период у яиц, полученных от самок из Пермской области, длился 46–48 суток (Ганцук и др., 2001). В некоторых публикациях указывается на продолжительность инкубации яиц обыкновенного ужа до 60 дней (Банников и др., 1977; Ананьева и др., 1998; Гаранин и др., 2000; Тертышников, 2002; Большаков, Вершинин, 2005; Белик, 2011).

Водяной уж. Кладки, полученные от 9-ти самок водяного ужа из Самарской области, были помещены в контейнеры с влажным вермикулитом, которые располагались в тёмных ящиках с разными температурными условиями (табл. 31). Суточные изменения температуры отображены на рис. 29, 30. Результаты инкубации представлены в табл. 32.

Таблица 31

Температурная характеристика инкубации кладок водяного ужа

№ ящика	Температура, °			Примечание
	min	max	M±m	
1	20,9	30,1	27,0±0,03	«тёплый» ящик с суточными перепадами температур 9,2°
2	27,6	30,5	28,9±0,01	«тёплый» ящик с минимальными перепадами температур 2,9 °
3	21,7	27,6	25,1±0,02	«холодный» ящик с суточными перепадами температур 5,9°
4	23,6	26,1	24,9±0,01	«холодный» ящик с минимальными перепадами температур 2,5°

Наименьшие сроки инкубации (35–38 дней) отмечены в ящике 2 при средней температуре $28,9^{\circ}$ с суточными перепадами $2,9^{\circ}$. Разница в три дня между вылуплением может быть объяснена разной стадией развития эмбрионов в яйцах в момент их откладки самками. В ящике 1, где средняя температура была ниже на $1,9$ градуса ($27,0^{\circ}$), а суточные перепады доходили до $9,2^{\circ}$, вылупление произошло на 1–5 дней позже (39–40 дней инкубации).

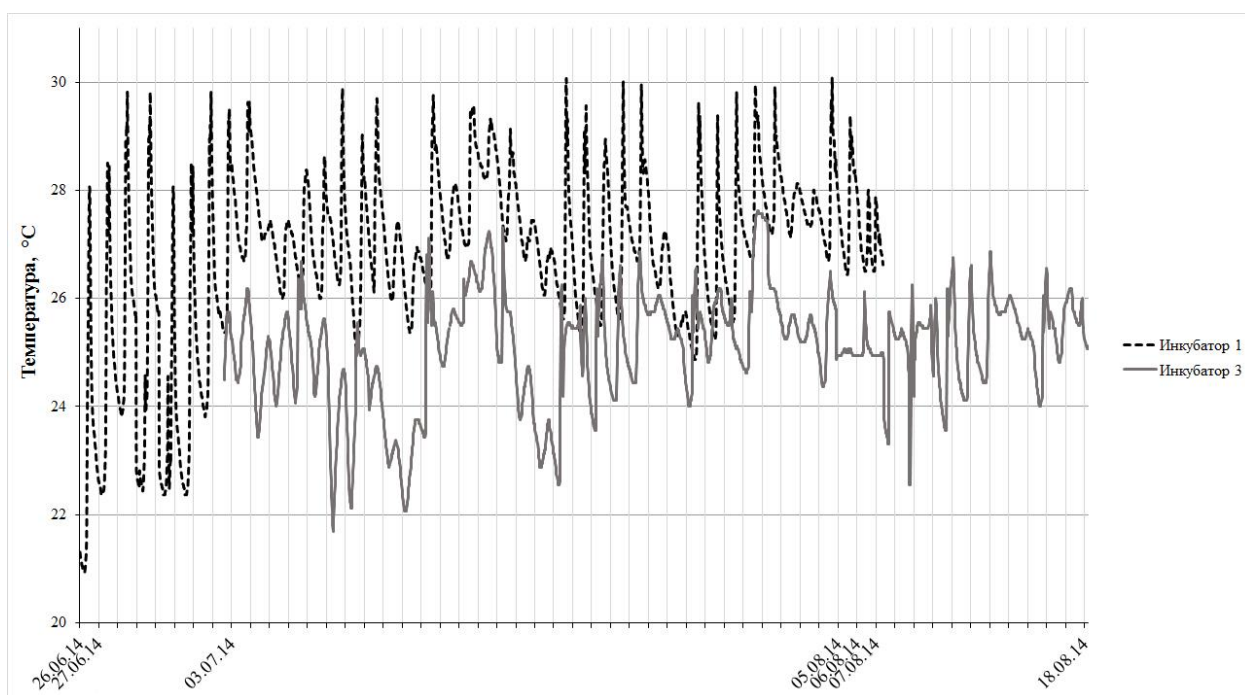


Рис. 29. Суточные изменения температуры в ящиках 1 и 3 с кладками водяного ужа

Дольше всех инкубировалась кладка в ящике 4: при стабильной средней температуре $25,1^{\circ}$ с небольшими суточными колебаниями ($2,5^{\circ}$) детеныши проклюнулись через 46 дней. В ящике 3, при схожей средней температуре ($24,9^{\circ}$), но не такой стабильной, как в ящике 4 (перепад $5,9^{\circ}$), детеныши вышли из яиц через 45 дней.

Л.Г. Корнева (1969) отмечает, что понижение температуры в течение некоторой части суток не является необходимым условием инкубации. Как она пишет, инкубация яиц водяного ужа проводилась при следующих

температурных режимах. Температуру днем поддерживали на уровне 27–32° при помощи электрических ламп. Ночью после выключения ламп она опускалась до 24–26°. Одна кладка обогревалась круглосуточно до 30–32°, и молодые змеи вывелись раньше на 10 суток.

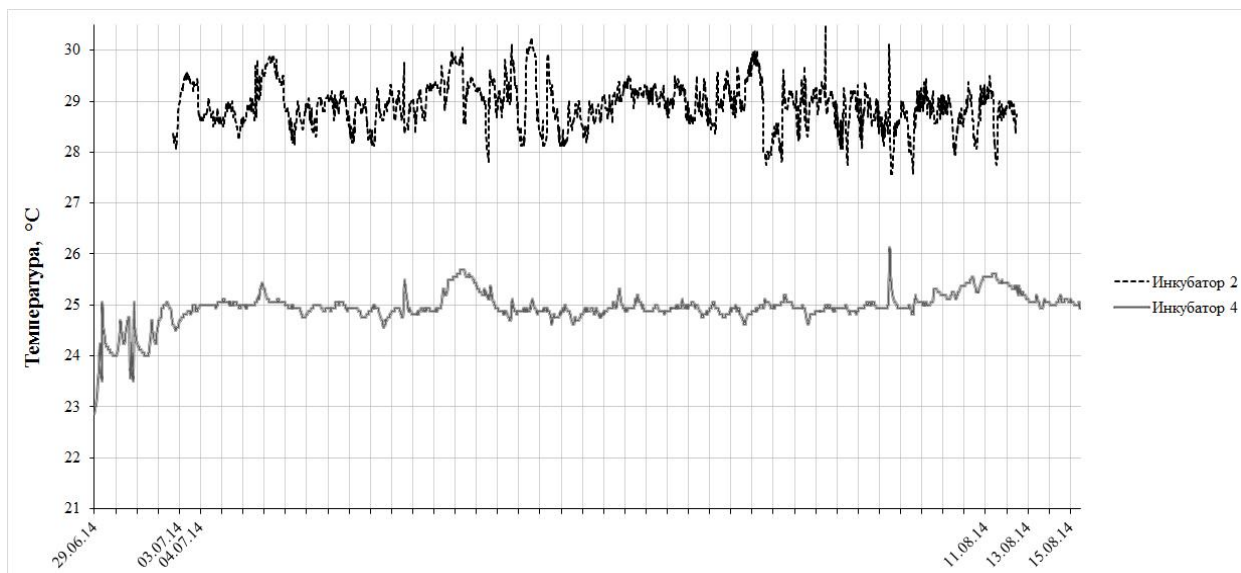


Рис. 30. Суточные изменения температуры в ящиках 2 и 4 с кладками водяного ужа

Таблица 32

Результаты инкубации кладок водяного ужа в разных температурных условиях

<i>L.corp.</i> самки	№ ящика	Дата откладки	Дата вылупления	Инкубация, дней
835	1	26.06.2014	05.08.2014	39
870	1	27.06.2014	06.08.2014	39
780	1	27.06.2014	07.08.2014	40
657	2	04.07.2014	11.08.2014	37
950	2	03.07.2014	11.08.2014	38
845	2	07.07.2014	13.08.2014	36
765	2	06.07.2014	11.08.2014	35
746	3	03.07.2014	18.08.2014	45
720	4	29.06.2014	15.08.2014	46

Полученные автором результаты вписываются в литературные данные, относящиеся к тому же району исследований. Так, кладки самок водяного ужа инкубировались от 40 до 43 суток при температуре 28–30° (Бакиев и др., 2004). Анализ литературы из других регионов показывает, что сроки инкубации могут быть более растянуты. Например, в Белоруссии наиболее короткий период эмбриогенеза у водяного ужа составляет около 30 дней (Пикулик и др., 1998). По данным из Восточной Германии, при температуре 28–29° инкубационный период составляет 33–35 дней (Trobisch, Gläßer-Trobisch, 2011). По данным из Туркменистана, детеныши из яиц появляются через 48 дней после их откладки (Атаев, 1985).

В некоторых публикациях можно найти информацию о продолжительности инкубации яиц водяного ужа до 60 (Тертышников, 2002; Табачишина, 2004) и даже 66 (Rehák, 1992) дней.

Узорчатый полоз. Кладки, полученные в 2014 г. от четырех самок узорчатого полоза из Ульяновской области, были помещены в контейнеры с влажным вермикулитом, которые располагались в тёмных ящиках с разными температурными условиями (табл. 33). Графики суточных изменений температуры показаны на рис. 31. Результаты инкубации представлены в табл. 34.

Как видно из этой таблицы, в ящике 1 при среднесуточной температуре 27,2° инкубация двух кладок длилась 20 дней. В ящике 2 среднесуточная температура была 28,8°, а срок инкубации составил 13–14 дней. Таким образом, разница в среднем на 1,6° ускорила процесс вылупления детенышей узорчатого полоза на 6–7 дней. Кроме того, продолжительность инкубации в первом случае могла увеличиться за счет наличия перепадов температур, поскольку в ночные часы она опускалась до 24,9°.

По сравнению с обоими видами ужей, инкубационный период у яиц узорчатого полоза почти в два раза короче. По литературным данным (Кудрявцев и др., 1991), узорчатые полозы способны к задержке яиц в яйцеводах, поэтому срок их инкубации очень мал, при температуре 28–29° он

составляет 14–19 суток. Как отмечено выше, откладка яиц у полоза начинается позже и длится дольше, чем у ужей, но, за счет укороченной инкубации, сроки выхода молоди из кладок у них практически совпадают.

Таблица 33

Температурная характеристика инкубации кладок узорчатого полоза

№ ящика	Температура, °			Суточные перепады температур, °
	min	max	M±m	
1	24,9	30,1	27,2±0,04	5,2
2	27,6	30,5	28,8±0,02	2,9

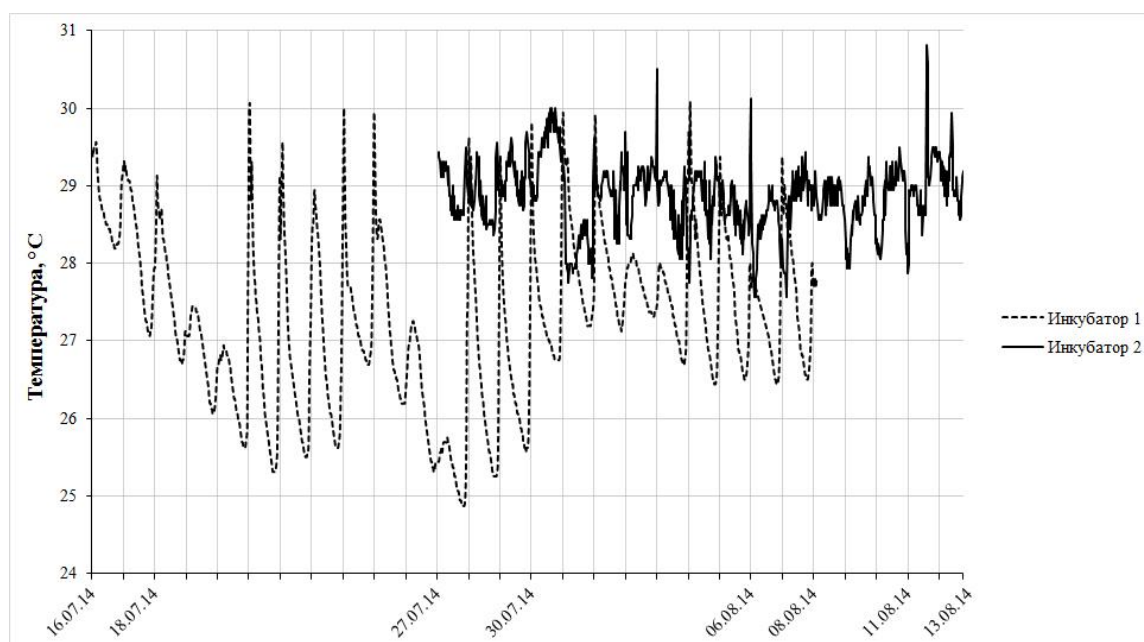


Рис. 31. График суточных колебаний температуры в ящиках с кладками узорчатого полоза

Рассмотрим литературные данные об особенностях инкубации яиц узорчатого полоза в природе и в террариумных условиях. И.Е. Табачишина (2004) пишет, что инкубационный период при температуре 23,5–31,9° продолжается 23–28 дней (в среднем 25,1). В Монголии этот процесс занимает около 30 дней (Ананьева и др., 1997). А.А. Емельянов (1929) пишет следующее: «самки <...> отложили яйца в количестве каждая до 10 штук.

<...> Положенные в сырой песок, находились там при температуре 18–25°. Из яиц, отложенных 11-го августа, детеныши начали выходить 9 сентября. Из яиц кладки 27 августа детеныши выклюнулись 25 сентября. Таким образом, при температуре 18–25° для развития зародыша потребовалось 29 суток» (с. 61). Согласно данным, полученным в Тульском экзотариуме, инкубация яиц западных *E. dione* (от Донеца до Алтая) продолжается в среднем 23–24 дня (Смирнова и др., 2003).

Таблица 34

Результаты инкубации кладок узорчатого полоза в разных температурных условиях

<i>L.corp.</i> самки	№ ящика	Дата откладки	Дата вылупления	Инкубация, дней
950	1	16.07.2014	06.08.2014	20
845	1	18.07.2014	08.08.2014	20
750	2	30.07.2014	13.08.2014	13
975	2	27.07.2014	11.08.2014	14

Таким образом, полученные автором результаты подтверждаются литературными материалами. Кроме того, информация, опубликованная другими авторами, свидетельствует о том, что продолжительность инкубации яиц узорчатого полоза может длиться до 30 дней.

5.6. Размеры и масса детёнышей

Обыкновенный уж. Объем выборки (n), минимум–максимум, а также средняя и ее ошибка ($M \pm m$) длины туловища с головой *L.corp.*, длины хвоста *L.cd.* и массы новорожденных змей, вылупившихся из кладок обыкновенных ужей из Самарской области, приведены в табл. 35. *L.corp.* детёнышей обыкновенного ужа ($n=115$) из Самарской области варьирует от 140 до 186 мм ($169,9 \pm 0,93$), длина хвоста *L.cd.* – от 32 до 53 мм ($43,4 \pm 0,38$), а масса – от 2,8 до 4,7 г ($4,0 \pm 0,04$). Обратимся к литературе из близких по широтному расположению регионов.

Характеристика детенышей, вылупившихся из яиц, отложенных самками
обыкновенного ужа из Самарской области

<i>L.corp.</i> беременных самок (мм)	Новорожденные									
	<i>n</i>	<i>L.corp.</i> (мм)			<i>L.cd.</i> (мм)			Масса (г)		
		<i>min</i>	<i>max</i>	<i>M±m</i>	<i>min</i>	<i>max</i>	<i>M±m</i>	<i>min</i>	<i>max</i>	<i>M±m</i>
570	7	140	158	147,7±2,28	32	40	35,7±1,11	2,8	3,4	3,1±0,09
630	8	166	175	171,3±1,06	42	47	43,6±0,56	3,7	4,1	3,9±0,05
680	11	150	167	161,0±1,40	36	44	40,4±0,69	2,8	4,0	3,6±0,09
685	6	152	163	157,0±1,69	36	44	40,8±1,28	3,1	3,7	3,3±0,10
765	14	170	185	178,7±1,15	40	48	43,4±0,59	3,8	4,7	4,4±0,07
770	15	165	184	173,6±1,50	39	53	45,4±1,20	3,5	4,3	3,9±0,06
777	21	171	186	178,5±0,84	42	52	46,1±0,63	3,7	4,6	4,3±0,05
835	17	146	175	146,8±1,56	35	50	42,9±0,93	3,4	4,1	3,9±0,05
925	16	160	182	173,1±1,20	38	49	44,7±0,84	3,9	4,7	4,3±0,06

В Липецкой области длина сегментов обыкновенного ужа составляет 126–160 мм (Масалыкин, 1993; цит. по: Моднов, 2010). В Тамбовской области, по данным А.С. Моднова (2010), детеныши ($n=598$), вышедшие из инкубируемых им яиц, имели размеры *L.corp.* 132–178 мм ($157,11±0,49$), *L.cd.* 29–49 мм ($38,66±0,21$) и массу 3,90–8,00 г ($4,96±0,03$). В Мордовии детеныши обыкновенного ужа имеют длину 110–130 мм (Вечканов и др., 2007), в Татарстане – 120–140 мм (Гаранин и др., 2000).

Рассмотрим литературу, относящуюся к более северным регионам. На Среднем Урале ювенильные особи сразу после выхода из яиц имеют размеры 130–135 мм (Большаков, Вершинин, 2005). По информации из Карелии, длина появившихся из яиц обыкновенных ужей составляет 11–13 см (Ивантер, 1975).

Сравним эти данные с литературными сведениями из более южных регионов. По материалам Д.А. Гордеева (2012), детеныши в Волгоградской области ($n=27$) имеют длину тела 150,2–189,3 мм ($166,1±2,04$) и длину хвоста 35,8–53,1 мм. В дельте Волги, по данным М.Н. Дубининой (1953), молодые ужата достигают 12–15 см в длину. В Калмыкии длина тела новорожденных змей составляет 119–127 см (Киреев, 1982; Ждокова, 2003). М.Ф.

Тертышников(2002) пишет, что в Центральном Предкавказье новорожденные имеют длину 120–130 мм.

Перейдем к литературе из Европы. В Итальянских Альпах размеры новорожденных обыкновенных ужей следующие: *L.total* 19,22–21,73 мм (в среднем 20,37), масса 2,58–5,00 г (в среднем 3,38) (Luiselli et al., 1997). Авторы также пишут, что масса детенышей обыкновенного ужа в Швеции несколько меньше, чем в горах Италии, и составляет в среднем 3 г.

Средние значения *L.corp.* новорожденных обыкновенного ужа из Самарской и Волгоградской областей достоверно отличаются на 5%-ном уровне значимости, из Самарской и Тамбовской, Тамбовской и Волгоградской – на 0,1%-ном. Для детенышей из Тамбовской и Самарской областей также выявлены статистически значимые ($P < 0,001$) различия средних значений *L.cd.* – в Самарском регионе они более длиннохвостые. Однако, последний результат не совсем корректен и может быть связан с преобладанием самцов во второй выборке, поскольку они имеют в среднем более длинный хвост по отношению к длине туловища (Поклонцева, Бакиев, 2011). В связи с этим используем средние значения полной длины новорожденных *L.total*: в Самарской области 172–236 мм ($215,5 \pm 1,70$), в Тамбовской области 168–224 мм ($195,8 \pm 0,64$). Различия между выборками достоверны на наивысшем уровне значимости – в первом регионе детеныши длиннее, чем во втором. Что касается массы детенышей, то в Тамбовской области ее минимальные, средние и максимальные значения выше, чем в Самарской области, но эти различия статистически не значимы. Детенышей с невысокой массой, согласно данным М.Ф. Тертышникова (2002), рожают самки обыкновенного ужа из Центрального Предкавказья (2,4–3,4 г).

На основании имеющихся материалов можно сделать вывод, что в северных регионах новорожденные обыкновенные ужи имеют большие размеры и массу, чем в южных.

Водяной уж. Объем выборки (n), минимум–максимум, а также средняя и ее ошибка ($M \pm m$) длины туловища с головой *L.corp.*, длины хвоста *L.cd.* и

массы новорожденных змей, вылупившихся из кладок водяных ужей из Самарской области, приведены в табл. 36.

Таблица 36

Характеристика детенышей, вылупившихся из яиц, отложенных самками водяного ужа из Самарской области

<i>L.corp.</i> беременных самок (мм)	Новорожденные									
	n	<i>L.corp.</i> (мм)			<i>L.cd.</i> (мм)			Масса (г)		
		min	max	M±m	min	max	M±m	min	max	M±m
657	5	185	190	186,8±0,97	44	51	47,4±1,21	4,9	5,4	5,2±0,10
720	13	179	192	185,5±1,24	43	52	46,8±0,83	5,3	6,1	5,8±0,07
765	9	179	198	191,6±1,87	44	50	47,9±0,63	5,3	6,0	5,6±0,07
780	20	186	199	193,9±0,86	42	51	47,1±0,53	4,4	6,2	5,3±0,09
835	21	174	198	192,5±1,16	38	48	43,0±0,63	4,3	6,1	5,6±0,10
845	15	162	194	183,8±2,24	37	50	46,7±0,95	3,9	5,3	4,9±0,10
870	19	178	200	193,2±1,16	43	53	47,4±0,67	4,7	6,1	5,6±0,09
950	21	183	199	192,1±0,82	45	52	48,9±0,49	4,7	5,9	5,5±0,05

По авторским данным, длина *L.corp.* детенышей водяного ужа из Самарской области ($n=123$) варьирует от 162 до 200 мм ($190,7\pm0,56$ мм), длина хвоста *L.cd.* – от 37 до 53 мм ($46,7\pm0,29$ мм), а масса – от 3,9 до 6,2 г ($5,4\pm0,04$ г). Рассмотрим литературные материалы из более южных регионов.

В Волгоградской области потомство от 35 самок имело размеры 132–179 ($144,2\pm1,15$ мм) (Гордеев, 2012). По сведениям из Калмыкии, длина тела сеголеток составляет 135–175 мм, а длина хвоста 40–50 мм (Ждокова, 2003). В Центральном Предкавказье длина новорожденных варьирует от 130 до 150 мм (Тертышников, 2002). По информации из Киргизии, длина туловища молодых детенышей равна 175 мм (Яковлева, 1964). Согласно сведениям из Узбекистана, *L.corp.* и *L.cd.* 6-ти новорожденных составляла 166–185 мм ($175,4\pm3,28$ мм) и 41–45 мм ($42,8\pm0,73$) соответственно, масса двух новорожденных – 4,5–4,3 ($4,4\pm0,11$) (Богданов, 1960).

Сравним размеры новорожденных водяных ужей из разных регионов. С помощью *t*-критерия Стьюдента выявлены достоверные различия средних

значений *L.corp.* детенышей из Самарской области и Узбекистана – они достоверно отличаются на наивысшем уровне значимости, их *L.cd.* и масса – на 0,1%-ном уровне значимости. Согласно данным Д.А. Гордеева, в Волгоградской области минимальные, средние и максимальные значения длины новорожденных меньше, чем в Самарской области и Узбекистане. Что касается массы детенышей, то наименьшие ее показатели приводятся для Центрального Предкавказья – 3,5 г (Тертышников, 2002), наибольшие – для Самарской области.

Обратимся к зарубежной литературе. В Восточной Германии из кладок, инкубируемых в лаборатории, вылупились новорожденные водяные ужи ($n=77$) с полной длиной тела от 20,2 см до 26,4 см (в среднем 23,4 см) и массой от 2,76 до 5,11 грамм (в среднем 4,11 г) (Trobisch, Gläßer-Trobisch, 2011).

Анализ рассмотренных материалов позволяет сделать вывод, что в северных регионах детеныши водяного рождаются с большими размерами и массой, чем в южных.

Обыкновенная медянка. Объем выборки (n), минимум–максимум, а также средняя и ее ошибка ($M\pm m$) длины туловища с головой *L.corp.*, длины хвоста *L.cd.* и массы новорожденных змей, полученных от обыкновенных медянок из Самарской, Ульяновской и Саратовской областей, приведены в табл. 37. Литературные сведения о размерах детёнышей из разных регионов приведены в табл. 38.

По объединенным авторским данным, полная длина *L.total* новорожденных медянок из вышеперечисленных областей Волжского бассейна ($n=157$), варьирует от 95 до 199 мм ($174,4\pm 1,04$ мм), длина туловища с головой *L.corp.* – от 78 до 164 мм ($143,8\pm 1,92$ мм), длина хвоста *L.cd.* – от 17 до 37 мм ($29,8\pm 0,45$ мм), масса – от 0,6 до 3,4 г ($2,7\pm 0,05$ г).

Сравним авторские данные о средних значениях параметров новорожденных из разных областей Волжского бассейна с помощью t -критерия Стьюдента. *L.corp.* достоверно ($P<0,05$) отличается у новорожденных из Самарской и Ульяновской ($t_{\phi}=2,55$), Самарской и

Саратовской областей ($t_{\phi}=1,98$). На наивысшем уровне значимости различается масса детенышей из Саратовской и Ульяновской областей ($t_{\phi}=4,66$). С учетом того, что в Ульяновской области отлов проводился в Радищевском районе, находящимся между Самарской и Саратовской областями, можно сделать предварительный вывод: в Среднем Поволжье с севера на юг размеры и масса новорожденных увеличиваются. Однако, данные других авторов (Шляхтин и др., 2005б; Бакиев и др., 2009) не вписываются в эту тенденцию. Для более точных выводов необходимы дополнительные сведения.

Таблица 37

Характеристика живых новорожденных медянок из Волжского бассейна

<i>L.corp.</i> беременных самок (мм)	Живые детеныши									
	n	<i>L.corp.</i> (мм)			<i>L.cd.</i> (мм)			Масса (г)		
		min	max	M±m	min	max	M±m	min	max	M±m
475	4	136	148	141,3±2,87	28	32	30,3±0,85	2,5	2,7	2,6±0,05
475	6	135	140	140,0±1,29	25	32	27,8±1,30	2,6	2,9	2,7±0,04
490	6	140	151	145,3±1,52	26	30	27,3±0,84	2,4	2,6	2,5±0,04
495	5	97	140	116,8±7,83	22	28	25,4±1,03	1,3	2,9	2,2±0,29
505	3	132	140	136,3±2,33	28	30	28,7±0,67	2,2	2,9	2,6±0,21
510	7	153	162	156,9±1,22	27	35	31,1±1,12	2,5	2,8	2,6±0,04
515	8	137	150	143,3±1,51	27	30	28,3±0,53	2,6	3,2	2,9±0,08
535	3	149	164	156,3±4,33	26	35	31,7±2,85	2,7	3,4	3,1±0,21
535	7	140	151	144,9±1,61	26	32	30,0±0,76	2,7	3,1	2,8±0,06
535	8	145	160	154,4±1,48	27	37	32,8±0,96	2,7	3,1	2,9±0,06
540	8	144	162	150,6±2,06	26	32	30,1±0,74	2,2	2,8	2,4±0,08
545	7	135	150	142,3±2,08	31	33	32,3±0,36	2,5	3,2	2,9±0,09
545	8	130	140	136,3±1,57	23	32	27,5±1,38	2,4	2,8	2,6±0,05
545	10	135	145	139,5±1,17	25	30	28,0±0,70	2,2	2,6	2,4±0,05
550	12	141	160	150,8±1,46	27	37	32,7±1,07	2,2	2,6	2,4±0,03
555	10	132	157	150,3±2,34	28	35	31,2±0,66	2,0	3,4	3,0±0,12
560	5	140	152	146,4±2,32	27	33	30,0±1,10	2,3	2,7	2,5±0,07
560	10	78	150	137,0±6,68	17	32	27,6±1,33	0,6	3,0	2,5±0,22
575	5	110	155	139,4±7,83	27	33	30,6±1,29	1,4	3,4	2,8±0,36
612	11	130	163	145,7±2,97	26	37	32,5±0,89	1,9	3,0	2,6±0,11
735	14	135	160	145,1±1,87	27	33	30,9±0,56	2,5	3,4	3,0±0,08

Размеры новорожденных детенышей обыкновенной медянки из разных регионов

Район исследований	Источник	Детеныши			
		<i>n</i>	<i>L.corp.</i> (мм)	<i>L.cd.</i> (мм)	Масса (г)
Самарская обл.	Данные автора	141	78–163 143,4±0,95	17–37 30,1±0,28	0,6–3,4 2,7±0,03
	Бакиев и др., 2009	–	145–171 –	27–37 –	2,7–3,1 –
юг Ульяновской обл.	Данные автора	13	140–162 151,5±1,90	26–35 29,4±0,88	2,7–3,4 2,6±0,03
Саратовская обл.	Данные автора	3	149–164 156,3±4,33	26–35 29,4±0,88	2,4–2,8 3,1±0,21
	Шляхтин и др., 2005	–	122–145 –	– –	– –
Волгоградская обл.	Гордеев, 2012	24	122–149 –	– –	– –
Калмыкия и Центр. Предкавказье	Киреев, 1983; Тертышников, 2002	–	130–150 –	– –	–4,2 –
Крым	Киселев, 1950; цит. по Щербак, 1966	–	147–150 –	–32 –	– –
	Кукушкин, Свириденко, 2003	–	137–167 154,3	27–37,5 –	– –
Западная Турция	Andren, Nilson 1976	8	150–175 164,5±2,96	–	– –
Итальянские Альпы	Luiselli et al., 1996	153	135–165 150±0,12	–	2,1–3,8 2,9±0,09
Южная Англия	Reading, 2004a	18	131–167 146,0	24–35 31,0	2,0–3,0 2,6

Узорчатый полоз. Объем выборки, минимальные и максимальные значения, а также средняя и ее ошибка длины туловища с головой *L.corp.*, длины хвоста *L.cd.* и массы новорожденных узорчатых полозов из Самарской, Ульяновской, Саратовской и Волгоградской областей приведены в табл. 39.

По объединенным авторским данным, *L.corp.* детенышей узорчатого полоза из вышеперечисленных регионов Волжского бассейна ($n=237$) варьирует от 157 до 265 мм ($222,4\pm 1,20$), длина хвоста *L.cd.* – от 30 до 60 мм ($48,8\pm 0,34$), а масса – от 2,2 до 13,4 г ($8,6\pm 0,10$). Рассмотрим параметры

новорожденных в каждом исследованном районе. Оригинальные и литературные сведения о размерах детенышей из разных регионов представлены в табл. 40.

Таблица 39

Характеристика размеров и массы детенышей, вылупившихся из яиц, отложенных самками узорчатого полоза из Волжского бассейна

<i>L.corp.</i> беременных самок (мм)	Живые детеныши									
	<i>n</i>	<i>L.corp.</i> (мм)			<i>L.cd.</i> (мм)			Масса (г)		
		min	max	M±m	min	max	M±m	min	max	M±m
690	5	217	236	225,4±3,20	46	55	50,2±1,46	7,9	9,0	8,4±0,19
725	6	232	244	236,3±2,04	48	57	50,8±1,38	9,1	10,2	9,9±0,17
735	10	207	230	216,3±2,24	42	52	48,5±1,10	7,2	8,1	7,7±0,09
740	8	222	240	229,0±2,08	48	57	52,9±1,22	8,1	9,2	8,6±0,13
745	3	183	205	192,0±6,66	39	42	41,0±1,00	5,7	7,9	6,7±0,64
750	2	157	187	172,0±15,00	35	36	35,5±0,50	2,4	5,9	4,1±1,71
770	7	227	260	242,7±4,84	46	58	51,9±1,53	6,4	9,8	8,7±0,51
785	8	216	230	222,9±1,81	48	53	50,3±0,65	8,8	10,1	9,4±0,18
790	7	173	215	198,4±5,22	30	47	39,6±1,99	2,2	9,9	7,8±1,09
800	11	216	235	226,4±1,95	46	53	49,5±0,69	7,2	9,3	8,4±0,16
805	6	157	230	207,8±10,87	31	52	45,8±3,09	4,4	8,5	7,1±0,61
815	11	280	250	237,4±3,13	47	57	52,1±0,98	8,3	10,9	9,9±0,28
830	13	220	253	226,8±2,34	43	53	49,8±1,06	7,2	9,7	7,9±0,18
835	7	175	251	219,7±9,11	34	48	42,7±1,87	4,4	8,6	7,5±0,57
845	10	222	252	238,5±3,27	48	57	51,5±0,87	9,3	10,8	10,1±0,18
845	13	182	217	200,6±2,57	38	51	47,9±1,23	4,4	9,6	8,2±0,49
850	8	172	203	185,6±3,70	35	46	40,1±1,27	3,6	8,3	5,9±0,65
850	9	203	241	225,4±3,33	48	53	50,8±0,62	6,7	9,7	8,9±0,29
850	12	240	265	247,7±2,03	50	60	55,9±0,83	6,5	7,9	7,4±0,14
862	6	213	230	220,0±,89	47	50	48,2±0,54	7,4	8,6	8,0±0,19
880	11	200	230	215,9±2,46	40	53	46,7±1,26	9,1	10,5	9,8±0,13
930	12	205	227	215,1±2,11	42	42	46,7±1,04	8,4	10,2	9,2±0,15
950	10	228	246	233,7±1,67	47	60	53,6±1,34	9,1	10,7	10,0±0,17
970	10	229	261	244,7±3,14	48	57	51,9±0,89	10,6	13,4	11,8±0,28
975	15	195	228	212,7±2,84	39	53	45,3±1,10	7,3	8,8	8,1±0,12
975	17	210	244	224,4±2,08	43	54	49,2±0,81	7,5	9,8	8,7±0,15

Как видно из табл. 40, клинальная географическая изменчивость размеров новорожденных детенышей узорчатого полоза не просматривается.

Назову возможные причины. Во-первых, в моих выборках из Саратовской и Волгоградской областей отсутствует потомство от крупных самок. Во-вторых, в найденной литературе не указаны объемы выборок и средние значения с ошибкой, что не позволяет использовать их для статистических сравнений.

Таблица 40

Размеры и масса новорожденных детенышей узорчатого полоза из разных регионов

Район исследований	Источник	Детеныши			
		<i>n</i>	<i>L.corp.</i> (мм)	<i>L.cd.</i> (мм)	Масса (г)
		<i>min-max</i> <i>M±m</i>			
Самарская обл.	Данные автора	110	157–261 219,6±2,08	30–58 47,9±0,54	2,2–13,4 8,5±0,19
Ульяновская обл.		78	157–265 226,1±1,98	35–60 49,7±0,63	2,4–10,8 8,7±0,15
Саратовская обл.		25	213–235 223,7±1,30	46–53 44,4±0,41	7,2–10,1 8,6±0,15
	Шляхтин и др., 2005б	–	211–230 217,1±1,28	43,0–54,1 47,8±0,67	– –
Волгоградская обл.	Данные автора	24	200–240 223,3±1,89	40–57 49,5±0,93	7,9–10,5 9,1±0,15
	Гордеев, 2012	–	210–220 –	– –	– –
Центральное Предкавказье	Тертышников, 2002	–	250–250 –	–60 –	–14 –
Калмыкия	Киреев, 1983	–	– 225	– –	– –
Монголия	Ананьева и др., 1997	–	– 200	– –	– –
Дальний Восток	Емельянов, 1929	–	– 210	– –	– –

5.7. Корреляционные связи репродуктивных характеристик

Обыкновенный уж. Корреляционный анализ проведен на выборке обыкновенного ужа из Самарской области по результатам промеров 9 самок, 126 оплодотворённых яиц и 115 детенышей.

У обыкновенного ужа в Самарской области общее количество яиц в кладке отрицательно коррелирует с длиной этих яиц ($r=-0,286$; $t_{\phi}=3,32$; рис.

32) и положительно – с их диаметром ($r=0,726$; $t_{\phi}=11,75$; рис. 33) на наивысшем уровне значимости ($P<0,001$). Диаметр яиц отрицательно коррелирует с их длиной ($r=-0,583$; $t_{\phi}=8,00$; рис. 34), что статистически достоверно на 0,1%-ом уровне значимости.

Корреляционные связи, отображенные на рис. 32 и 33, свидетельствуют о том, что при увеличении количества яиц в кладке уменьшается их длина, но при этом увеличивается их диаметр. Корреляционная связь на рис. 34 – подтверждение того, что при уменьшении длины яйца увеличивается его диаметр.

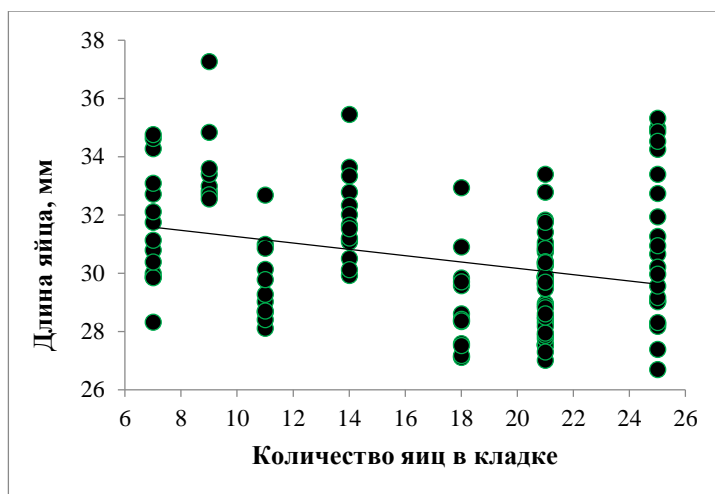


Рис. 32. Соотношение длины яиц и их количества в кладках обыкновенного ужа из Самарской области

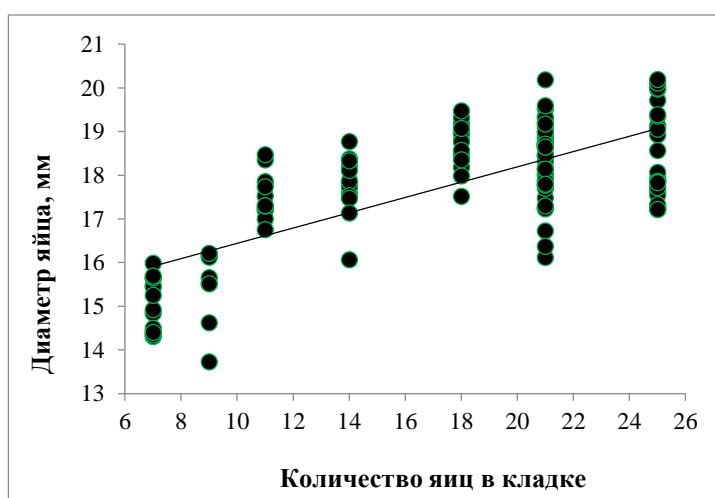


Рис. 33. Соотношение диаметра яиц и их количества в кладках обыкновенного ужа из Самарской области

Выявленные корреляции могут быть обусловлены деформацией яиц при их большом скоплении в яйцеводах. Так, известно (Гуртовой и др., 1978), что у самок рода *Natrix*, каждый из парных яйцеводов вне периода размножения представляет собой широкую тонкостенную фестончато сложенную трубку, расположенную по бокам от кишки в задней части полости тела. В период размножения яйцеводы по всей длине заполняются крупными яйцами, сильно растягиваются и занимают почти всю полость тела.

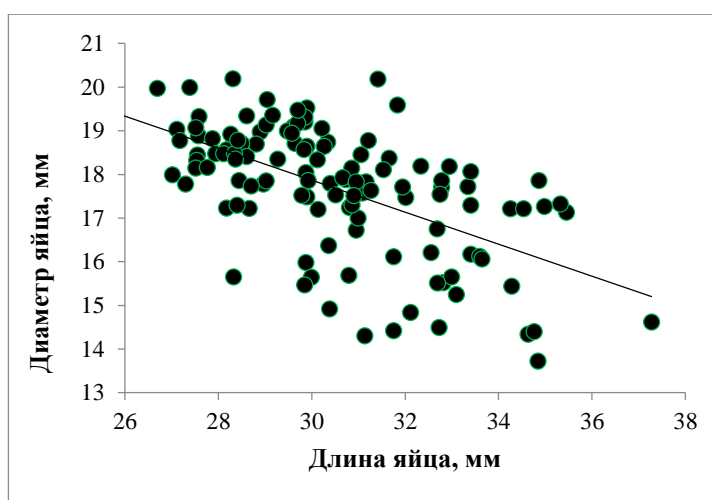


Рис. 34. Соотношение длины и диаметра яиц в кладках обыкновенного ужа из Самарской области

Яйца в яйцеводе располагаются в один ряд: при малом их количестве они принимают вытянутую форму под давлением со стороны кожных покровов и внутренних органов. Возможности яйцевода растягиваться ограничены размерами полости тела самки, поэтому в яйцеводе не может уместиться большое количество удлинённых яиц. Чем большим количеством яиц заполнен яйцевод, тем плотнее они контактируют внутри него, надавливая друг на друга, и поэтому становятся более округлыми.

Проиллюстрируем выдвинутое предположение о деформации яиц, выразив форму яйца через отношение его диаметра к ширине (рис. 35). Как видно из рисунка, чем больше количество яиц в кладке, тем соотношение

диаметра и длины яйца d/l ближе к единице, что означает: яйца имеют более округлую, менее вытянутую, форму ($r=0,529$; $t_{\phi}=6,94$). Оценка достоверности коэффициента корреляции опровергает нулевую гипотезу на наивысшем, 0,1%-ном уровне значимости.

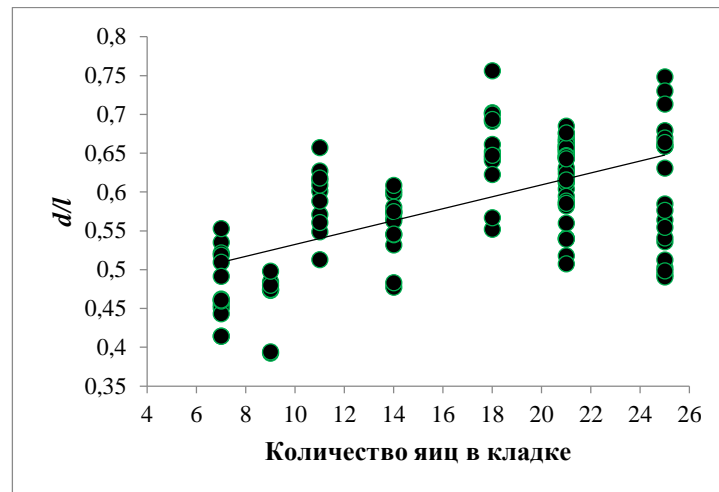


Рис. 35. Соотношение индекса d/l и общего количества яиц в кладках обыкновенного ужа из Самарской области

Выявленную зависимость формы яиц от их количества дополнительно подкреплю фотографиями кладок обыкновенного ужа разного размера (рис. 36, 37) – в первой, состоящей из семи яиц, они имеют удлинённую форму, во второй, которая включала 21 яйцо, – более округлую.

Рассмотрим связь между количеством откладываемых яиц и параметрами самки. Длина *L.corp.* беременных самок обыкновенного ужа положительно коррелирует с общим количеством (включая жировые) отложенных ими яиц ($r=0,917$; $t_{\phi}=6,08$; $P<0,001$) (рис. 38). Положительная корреляция между длиной самки и потенциальным количеством потомства отмечена многими отечественными и зарубежными авторами. Например, для обыкновенных ужей из Западной Сибири выявлена связь между размерами тела самок и числом яиц: «самки длиной до 55 см имели не более 11 яиц, минимально – 3, а особи, длиннее 55 см – до 16 яиц. У самок, размерами более

60 см насчитывалось не менее 12 яиц, причем у самой крупной из них (78 см) было 22 яйца» (Попудина, 1976, с. 14; цит. по Табачишина, 2004). По данным из Тамбовской области (Моднов, 2010), чем длиннее самка, тем выше ее плодовитость (рис. 39). М.М. Пикулик и соавторы (1988) отмечают, что в Белоруссии «наибольшее число яиц (26) зафиксировано у самки с длиной тела 850 мм, наименьшее (6) – 627 мм. Четкой корреляции между размерами тела самок и числом яиц не прослеживается, однако выявляется естественная закономерность: мелкие самки не могут иметь максимальное количество яиц, но крупные могут иметь минимальное» (с. 66) (рис. 40).

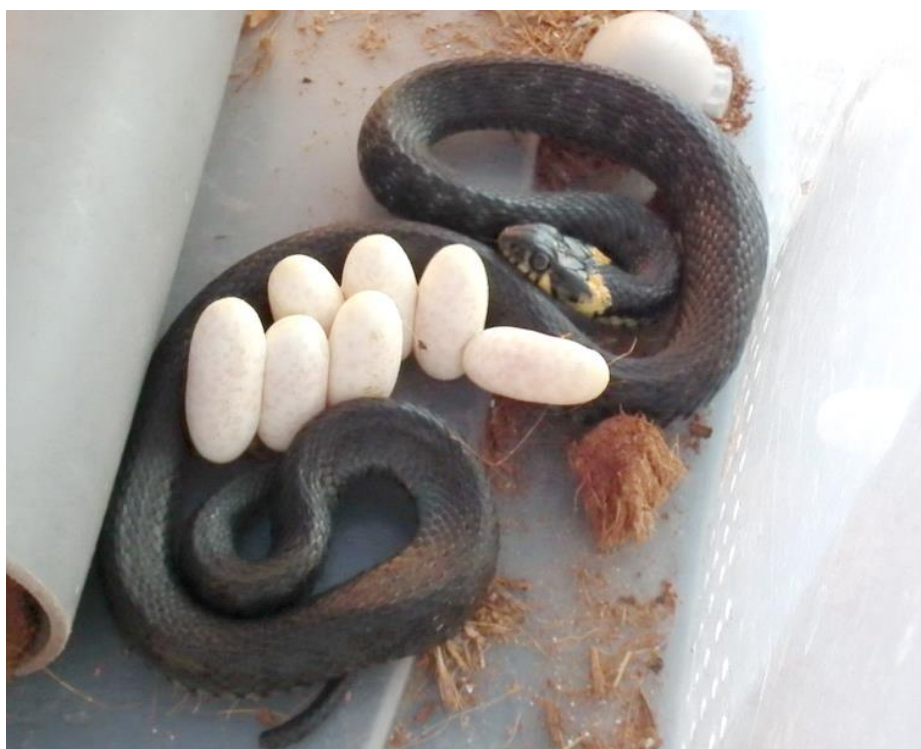


Рис. 36. Самка обыкновенного ужа с кладкой из семи яиц

По данным из Швеции (Madsen, 1983), плодовитость самки увеличивается с ее размерами ($n=17$; $r=0,90$; $P<0,001$). Минимальное количество яиц в кладке (6) отмечено у самой мелкой самки в выборке (74 см), а максимальное (24) – у самки длиной 102 см. По материалам из Итальянских Альп (Luiselli et al., 1997), длина самок обыкновенного ужа ($n=19$) положительно коррелирует с количеством отложенных ими яиц ($r=0,93$;

$P < 0,0001$). Зависимость количества потомства от длины самки обыкновенного ужа в Швеции и Италии отображена на рис. 41.



Рис. 37. Самка обыкновенного ужа с кладкой из 25-ти яиц

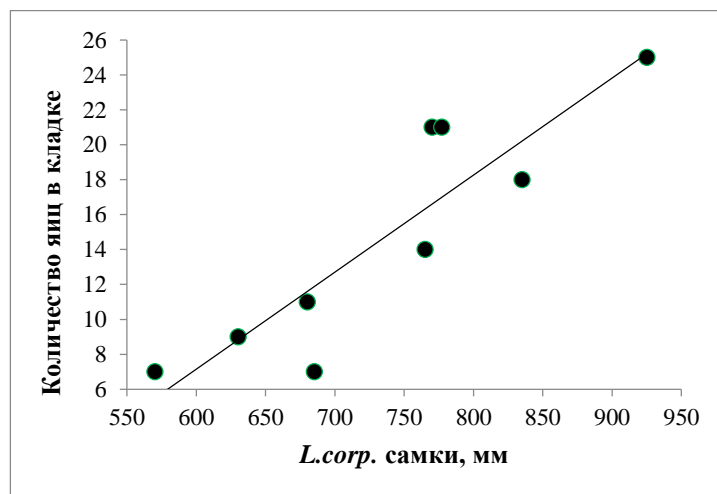


Рис. 38. Соотношение $L.corp.$ самок и общего количества отложенных ими яиц в кладках обыкновенного ужа из Самарской области

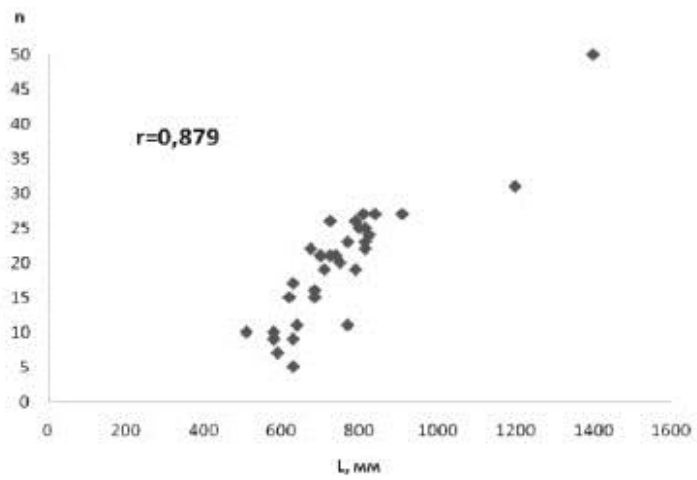


Рис. 39. Соотношение *L.corp.* самок и количества отложенных ими яиц в кладках обыкновенного ужа из Тамбовской области (из: Моднов, 2010, с. 662)

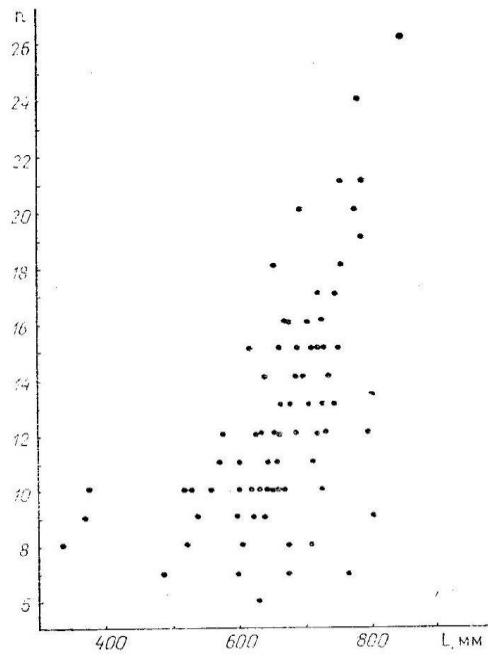


Рис. 40. Соотношение *L.corp.* самок и количества отложенных ими яиц в кладках обыкновенного ужа из Белоруссии (из: Пикулик и др., 1998, с. 67)

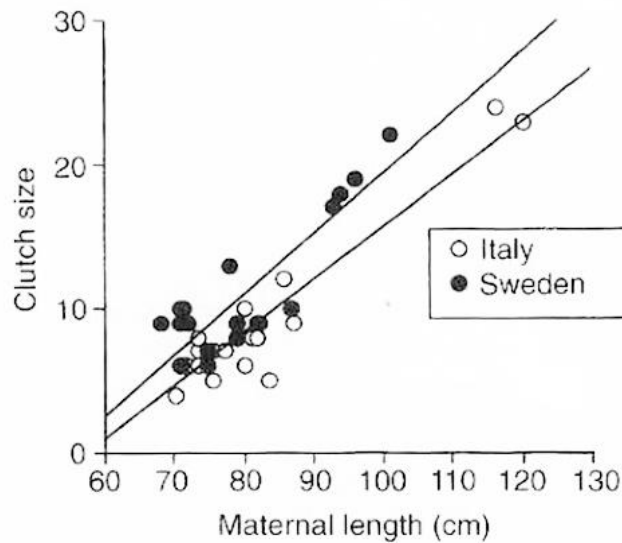


Рис. 41. Соотношение *L.total* самок и количества отложенных ими яиц в кладках обыкновенного ужа из Италии и Швеции (из: Luiselli, Capula, 1997, p. 376)

Рассмотрим связь между массой самки перед родами и количеством яиц в кладке. Масса самки положительно коррелирует с общим количеством яиц в кладке ($r=0,980$; $t_{\phi}=12,97$; $P<0,001$; рис. 42). А.В. Коросовым (2010) отмечена аналогичная тенденция для обыкновенной гадюки на острове Кижи (Карелия). Он пишет, что «Корреляция между числом эмбрионов и размерами оказалась достоверной, но не столь высокой, как отмечают в литературе <...>, $r=0.285$, $p<0.005$ », а «Корреляция между числом эмбрионов и весом оказалась значимой и более значительной, $r=0.539$, $p<0.001$ » (с. 86).

Масса кладки положительно коррелирует с массой самки перед родами ($r=0,977$; $t_{\phi}=12,09$; $P<0,001$; рис. 43) и с длиной самки ($r=0,924$; $t_{\phi}=4,83$; $P<0,01$; рис. 44).

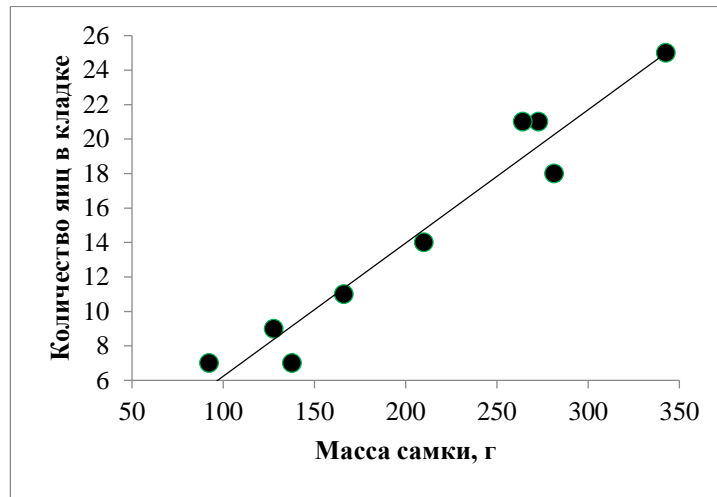


Рис. 42. Соотношение массы самок перед родами и общего количества отложенных ими яиц в кладках обыкновенного ужа из Самарской области

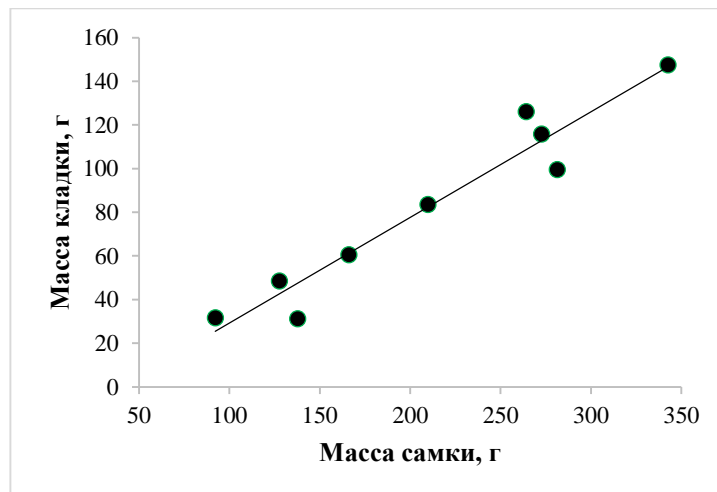


Рис. 43. Соотношение массы самок перед родами и массы кладок обыкновенного ужа из Самарской области

Перейдём к объёму откладываемых яиц. Объём яиц положительно коррелирует с длиной самки ($r=0,688$; $t_{\phi}=10,39$; $P<0,001$; рис. 45), массой самки ($r=0,708$; $t_{\phi}=10,97$; $P<0,001$; рис. 46), а также с количеством отложенных ею яиц ($r=0,705$; $t_{\phi}=10,89$; $P<0,001$; рис. 47).

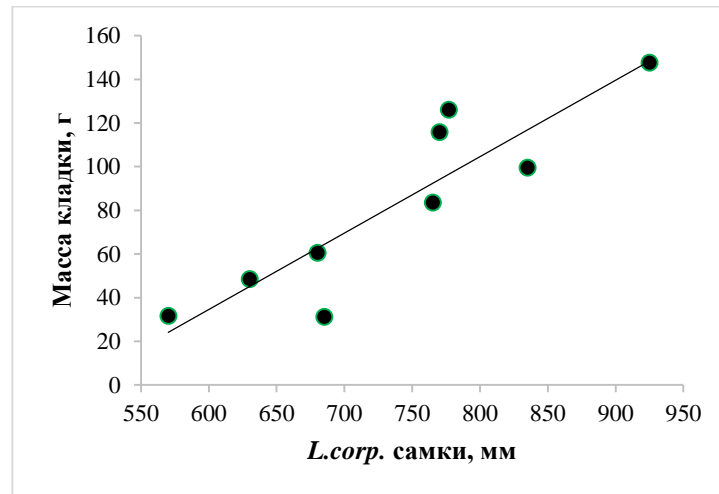


Рис. 44. Соотношение *L.corp.* самок и массы кладок обыкновенного ужа в Самарской области

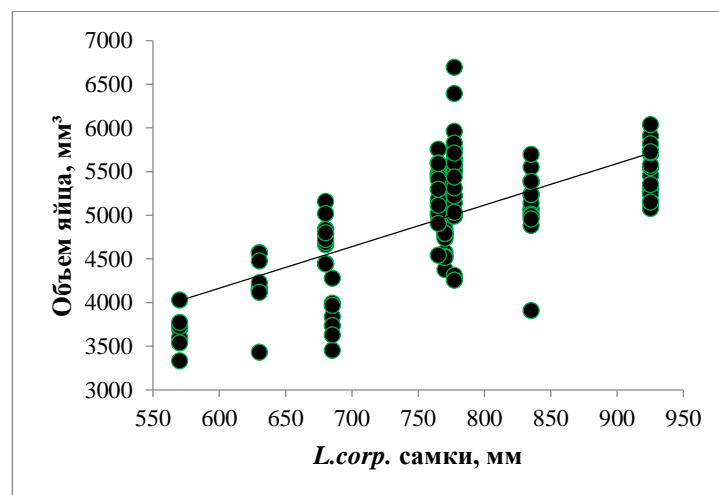


Рис. 45. Соотношение *L.corp.* самок и объема яиц в кладках обыкновенного ужа из Самарской области

Рассмотрим параметры полученного потомства. В доступной литературе (Luiselli et al., 1997) предпринята попытка поиска корреляционной связи между параметрами самки (*L.corp.* и масса) и размерами детенышей обыкновенного ужа из Итальянских Альп. Несмотря на солидный объем выборки (данными авторами исследовано потомство 18-ти самок), статистически значимой связи выявлено не было. Для ужей из Самарской области мне удалось выявить эту связь: *L.corp.* самок и их масса положительно

коррелируют с *L.corp.* детенышей на наивысшем уровне значимости ($r=0,444$; $t_{\phi}=5,29$; $P<0,001$; рис. 48) и ($r=0,487$; $t_{\phi}=5,95$; $P<0,001$; рис. 49). Также на наивысшем уровне значимости ($P<0,001$) *L.corp.* самок и их масса положительно коррелирует с массой детенышей ($r=0,548$; $t_{\phi}=7,15$; рис. 50) и ($r=0,512$; $t_{\phi}=6,50$; рис. 51) соответственно.

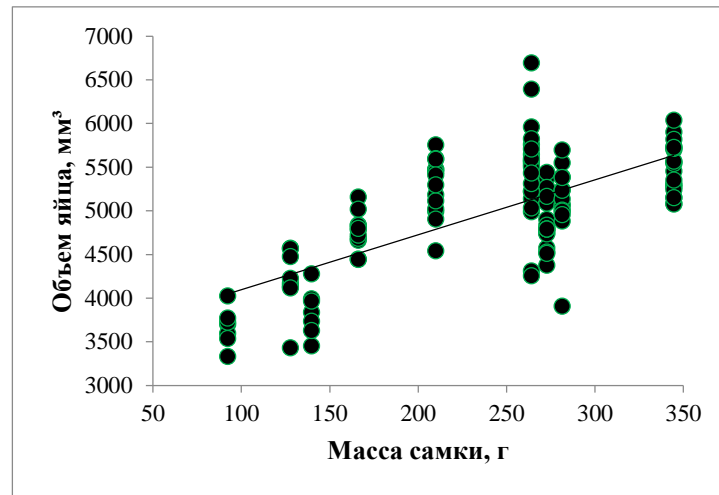


Рис. 46. Соотношение массы самок и объема яиц в кладках обыкновенного ужа из Самарской области

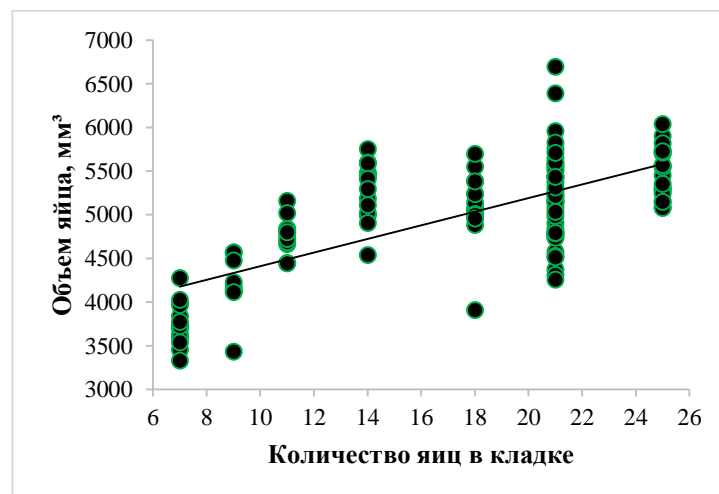


Рис. 47. Соотношение общего количества яиц и их объема в кладках обыкновенного ужа из Самарской области

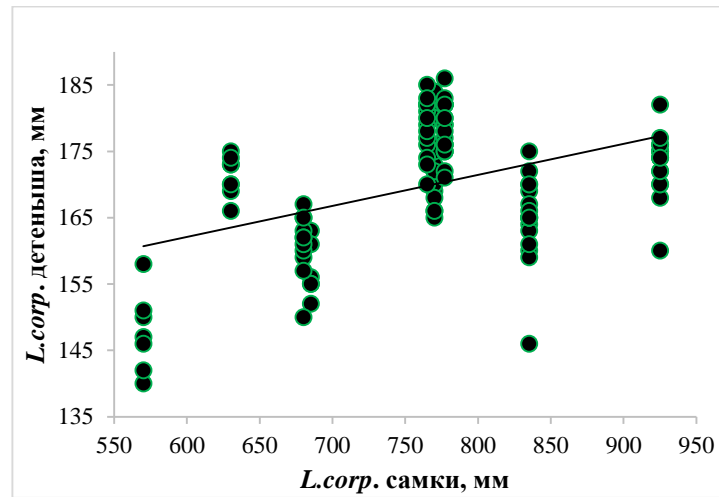


Рис. 48. Соотношение *L.corp.* самок и *L.corp.* вылупившихся детенышей обыкновенного ужа в Самарской области

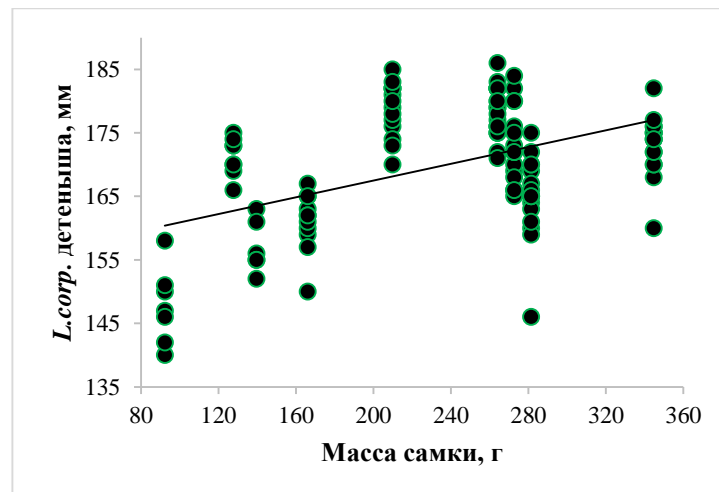


Рис. 49. Соотношение массы самок и *L.corp.* вылупившихся детенышей обыкновенного ужа в Самарской области

Следует отметить, что длина и масса самки в первую очередь влияют на параметры яиц, а уже они определяют параметры вылупляющихся из них детенышей. В ходе инкубации (особенно в естественных условиях) яйца в кладках могут подсохнуть или заплесневеть, в результате чего часть питательных веществ внутри становится недоступной для эмбрионов. Из таких яиц вылупляются детеныши меньших размеров, с малым количеством желточных запасов. Отсюда следует, что влияние характеристик самки на ее детенышей в случае яйцекладущих видов можно назвать опосредованным. На

мой взгляд, для описания корреляционной связи в этом случае корректнее использовать такую характеристику яиц, как их объем. *L.corp.* и масса вылупившегося потомства положительно коррелирует с объёмом яиц наивысшем, 0,1%-ном уровне значимости ($r=0,634$; $t_{\phi}=8,91$; рис. 52) и ($r=0,635$; $t_{\phi}=9,12$; рис. 53).

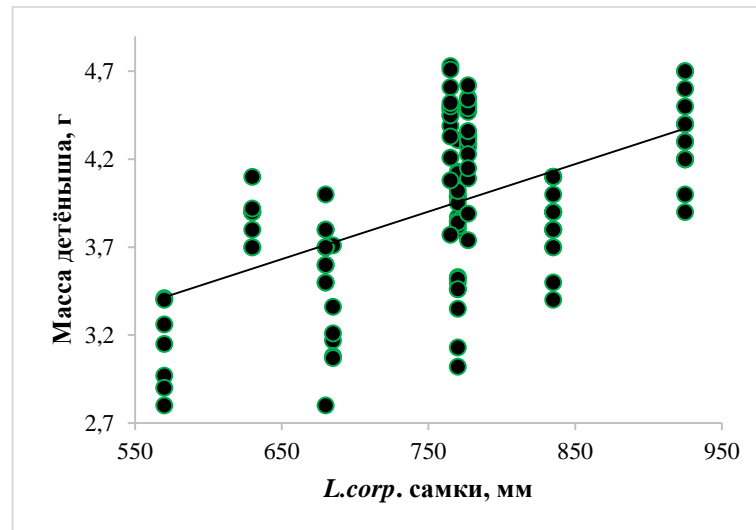


Рис. 50. Соотношение *L.corp.* самок и массы вылупившихся детенышей обыкновенного ужа в Самарской области

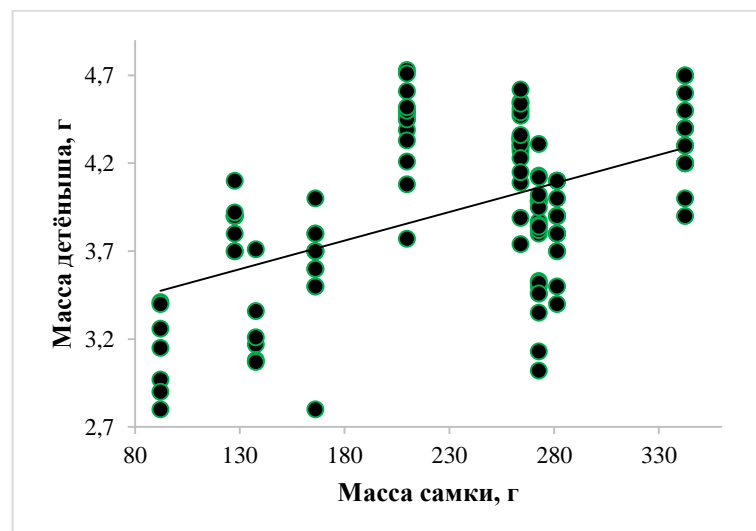


Рис. 51. Соотношение массы самок и массы вылупившихся детенышей обыкновенного ужа в Самарской области

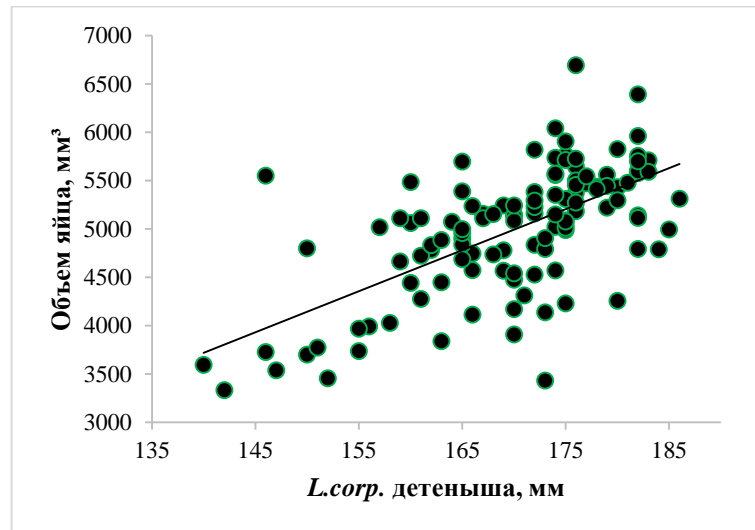


Рис. 52. Соотношение объема яиц и *L.corp.* вылупившихся детенышей обыкновенного ужа из Самарской области

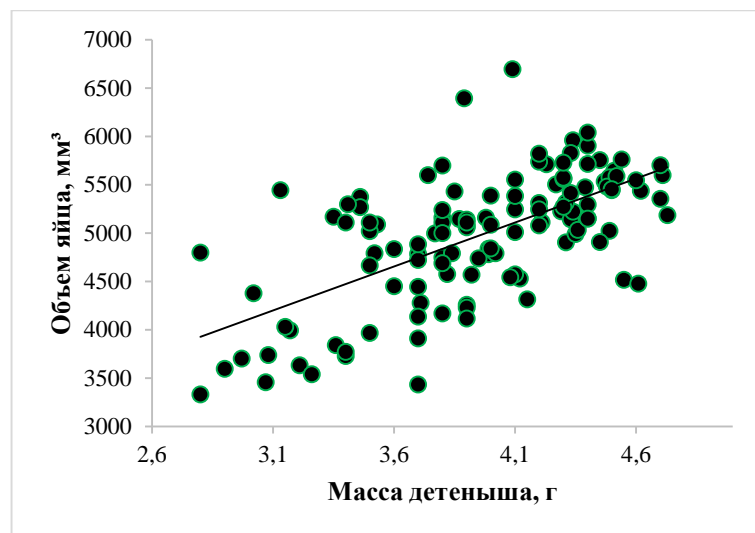


Рис. 53. Соотношение объема яиц и массы вылупившихся детенышей обыкновенного ужа из Самарской области

Таким образом, самки обыкновенного ужа с увеличением размеров и массы могут откладывать большее количество яиц большего объема, из которых вылупляются крупные (по длине и массе) детеныши.

Водяной уж. Корреляционный анализ проведен на выборке водяного ужа по результатам промеров 14 самок и 192 оплодотворённых яиц; 8 самок и 123 детенышей.

У водяного ужа в Самарской области общее количество яиц в кладке отрицательно коррелирует с длиной этих яиц ($r=-0,454$; $t_{\phi}=7,02$; рис. 54) и положительно – с их диаметром ($r=0,663$; $t_{\phi}=12,19$; рис. 55) на наивысшем уровне значимости ($P<0,001$). Диаметр яиц отрицательно коррелирует с их длиной ($r=-0,381$; $t_{\phi}=5,68$; рис. 56), что статистически достоверно на 0,1%-ом уровне значимости.



Рис. 54. Соотношение длины яиц и их количества в кладках водяного ужа из Самарской области



Рис. 55. Соотношение диаметра яиц и их количества в кладках водяного ужа из Самарской области

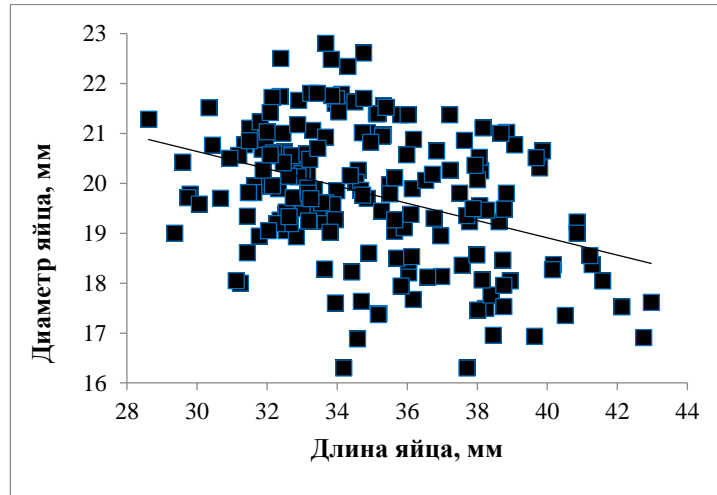


Рис. 56. Соотношение длины и диаметра яиц в кладках водяного ужа из Самарской области

Корреляционные связи, отображенные на рис. 54 и 55, свидетельствуют о том, что при увеличении количества яиц в кладке уменьшается их длина, но при этом увеличивается их диаметр. Корреляционная связь на рис. 56 – подтверждение того, что при уменьшении длины яйца увеличивается его диаметр. Идентичные результаты получены автором для обыкновенного ужа. Как и в случае с первым видом, выявленные зависимости обусловлены деформацией яиц при их большом скоплении в яйцеводах. Чтобы не повторяться, перейду сразу к иллюстрации выдвинутого предположения о деформации яиц, выразив форму яйца через отношение его диаметра к ширине (рис. 57). Как видно из рис. 57, чем больше количество яиц в кладке, тем соотношение диаметра и длины яйца d/l ближе к единице, что означает: яйца имеют более округлую, менее вытянутую, форму ($r=0,645$; $t_{\phi}=11,63$). Оценка достоверности коэффициента корреляции опровергает нулевую гипотезу на 0,1%-ном уровне значимости.

Выявленную зависимость формы яиц от их количества дополнительно подкреплю фотографиями кладок водяного ужа разного размера (рис. 58, 59) – в первой, состоящей из 8-ми яиц, они имеют удлинённую форму, во второй, включающей 18 яиц – более округлую.



Рис. 57. Соотношение индекса d/l и количества яиц в кладках водяного ужа из Самарской области



Рис. 58. Самка водяного ужа с кладкой из восьми яиц



Рис. 59. Самка водяного ужа с кладкой из 18-ти яиц

Рассмотрим связь между количеством откладываемых яиц и параметрами самки. *L.corp.* беременных самок водяного ужа положительно коррелирует с общим количеством (включая жировые) отложенных ими яиц ($r=0,816$; $t_{\phi}=4,89$; $P<0,001$; рис. 60). Как видно из рис. 60, наименьшее количество яиц (8 шт.) отложили самки с минимальной *L.corp.* – 629 мм и 657 мм. От 10 до 12 яиц отмечено у самок чуть крупнее (700–720 мм). Большое количества яиц (до 17 шт.) зафиксировано у самки с *L.corp.* 746 мм, но следующая в размерном ряду самка (*L.corp.* 765 мм) отложила только 9 яиц. У самок крупнее (780–835 мм) в кладках отмечено от 18 до 22 яиц. При дальнейшем увеличении длины самок (845 и 865 мм) размер кладки вновь уменьшается до 15 яиц. Самка с *L.corp.* 870 мм отложила 20 яиц, а максимальное количество (22 шт.) зафиксировано у самой крупной самки (*L.corp.* 950 мм). Таким образом, закономерность, выявленная М.М. Пикуликом и соавторами (1988) для обыкновенного ужа верна и для

водяного ужа: мелкие самки могут иметь только мало яиц, а крупные – и много, и мало.

Данные о том, что количество откладываемых яиц потенциально возрастает с увеличением размеров самок водяного ужа, имеются и в зарубежной литературе. Так, Л. Луизелли и Л. Ругиеро (Luiselli, Rugiero, 2005) пишут, что в Центральной Италии более крупные самки, как правило, откладывают большее количество яиц (рис. 61). М. Капулой и соавторами (Capula et al., 2011) выявлена достоверная положительная корреляция для Италии между длиной тела самок ($n=22$) и количеством потомства ($r=0,94$; $P<0,00001$).

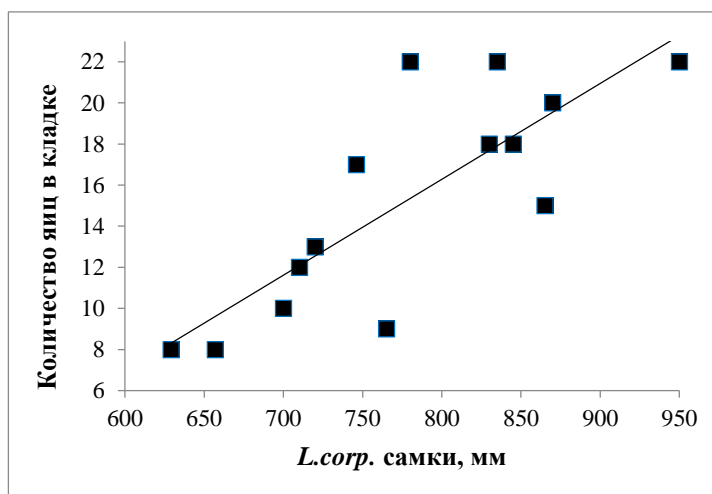


Рис. 60. Соотношение $L.corp.$ самок и общего количества отложенных ими яиц в кладках водяного ужа из Самарской области

Рассмотрим связь между массой самки перед родами и количеством яиц в кладке. Масса самки перед родами положительно коррелирует с общим количеством яиц в кладке ($r=0,961$; $t_{\phi}=11,97$; $P<0,001$; рис. 62) и с массой кладки ($r=0,943$; $t_{\phi}=9,84$; $P<0,001$; рис. 63).

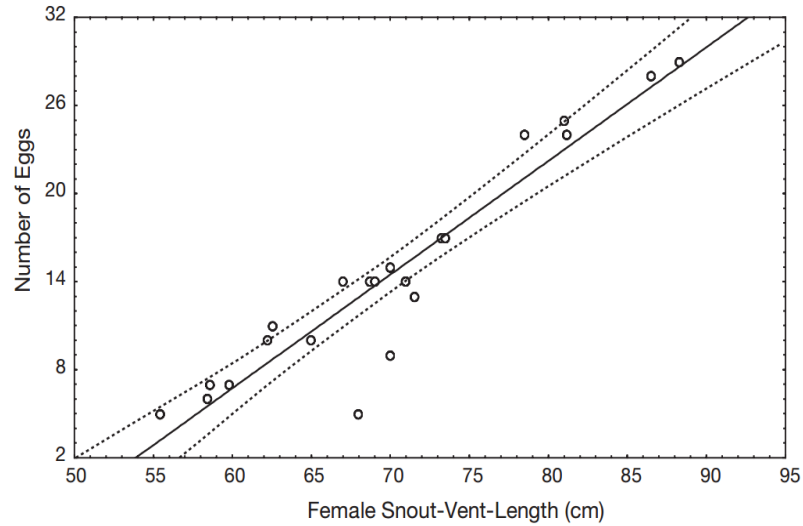


Рис. 61. Соотношение *L. corp.* самок и количества отложенных ими яиц в кладках водяного ужа из Центральной Италии (из: Luiselli, Rugiero, 2005)

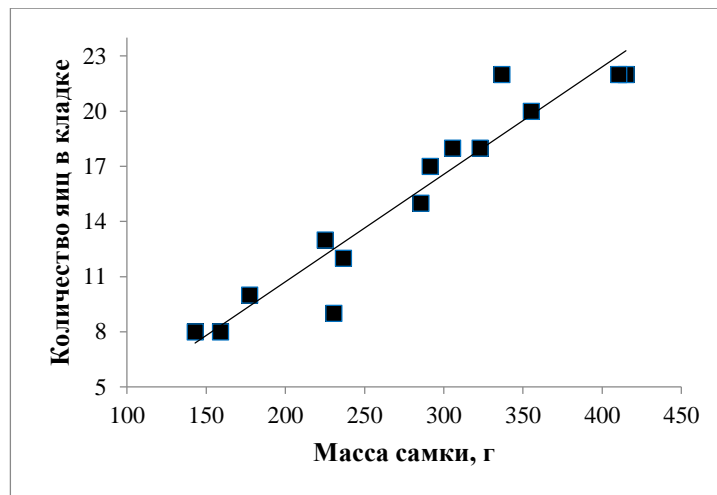


Рис. 62. Соотношение массы самок перед родами и общего количества отложенных ими яиц в кладках водяного ужа из Самарской области

Масса кладки положительно коррелирует с длиной самки ($r=0,749$; $t_{\phi}=3,91$; $P<0,01$; рис. 64).

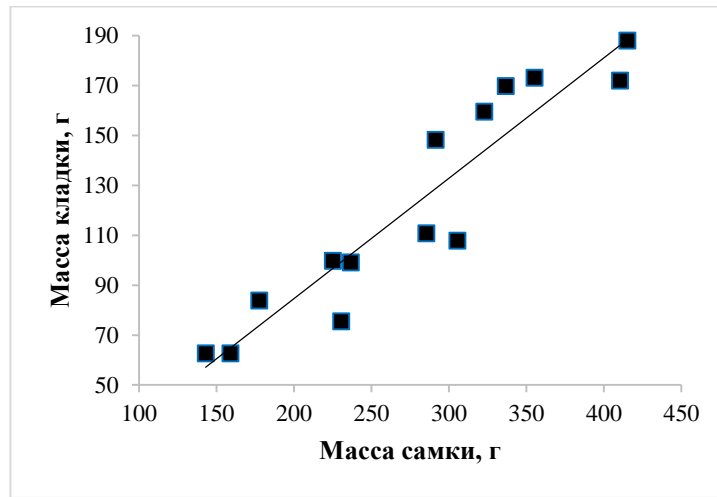


Рис. 63. Соотношение массы самок перед родами и массы кладок водяного ужа в Самарской области

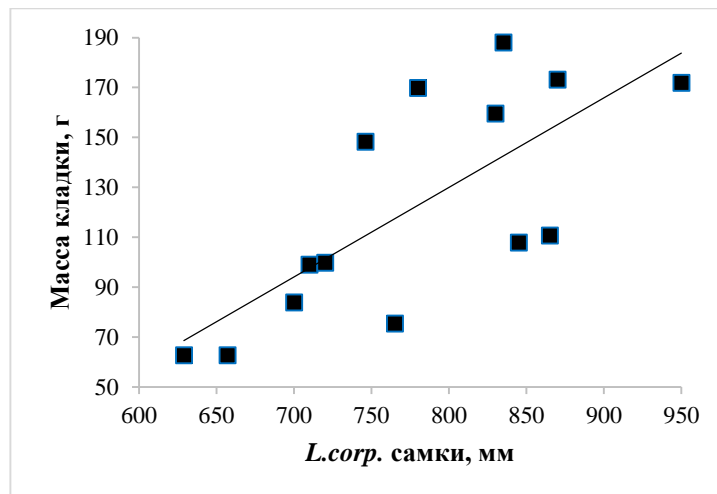


Рис. 64. Соотношение массы кладок и *L.corp.* самок водяного ужа в Самарской области

Перейдём к объёму откладываемых яиц. Объём яиц положительно коррелирует с длиной самки ($r=0,155$; $t_{\phi}=2,17$; $P<0,05$; рис. 65), массой самки ($r=0,442$; $t_{\phi}=6,80$; $P<0,001$; рис. 66), а также с количеством отложенных ею яиц ($r=0,423$; $t_{\phi}=2,72$; $P<0,01$; рис. 67).

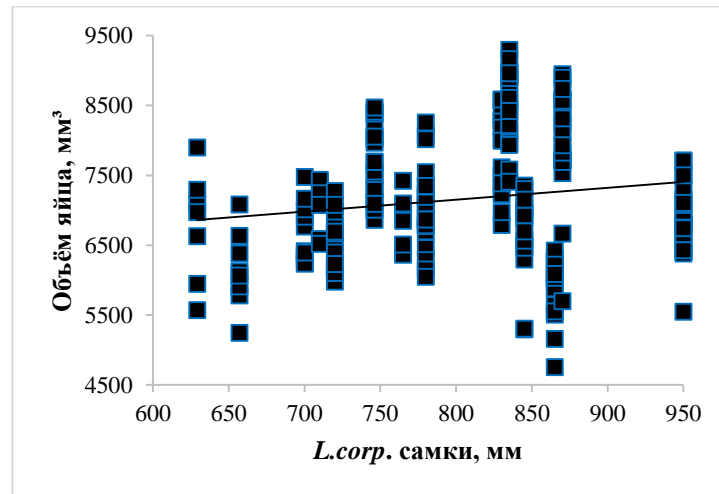


Рис. 65. Соотношение *L.corp.* самок и объёма яиц в кладках водяного ужа из Самарской области

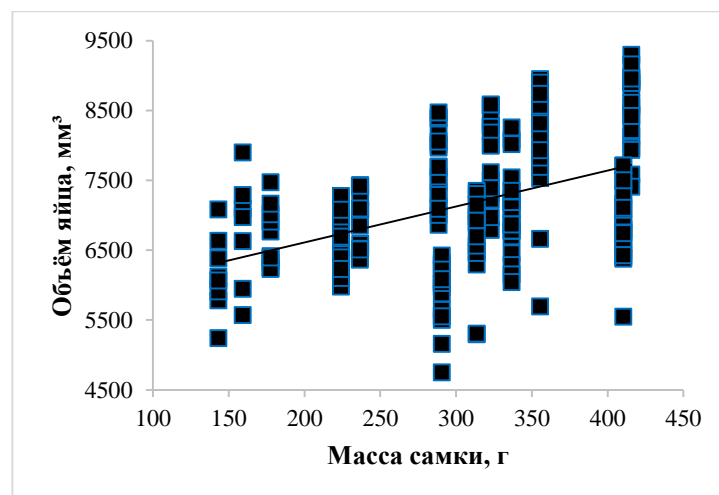


Рис. 66. Соотношение массы самок и объёма яиц в кладках водяного ужа из Самарской области

Рассмотрим параметры полученного потомства. Как и у обыкновенного ужа, у водяного ужа некоторые параметры самки положительно коррелируют с длиной тела детенышей (с *L.corp.* самки: $r=0,192$; $t_{\phi}=2,16$; $P<0,05$), (с массой самки: $r=0,331$; $t_{\phi}=3,86$; $P<0,001$), и с массой детенышей (с массой самки: $r=0,146$; $t_{\phi}=2,04$; $P<0,05$).

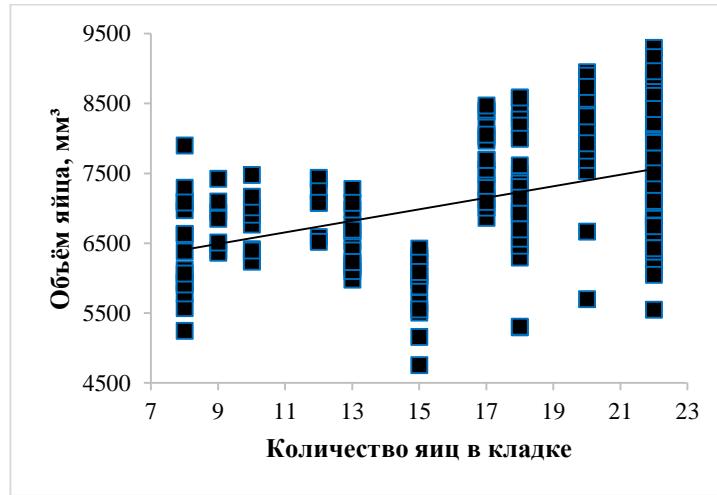


Рис. 67. Соотношение общего количества яиц и их объема в кладках водяного ужа из Самарской области

Как и в случае с обыкновенным ужом, рассмотрим зависимость параметров детенышей от объёма яиц. $L.corp.$ и масса вылупившегося потомства положительно коррелирует с объёмом яиц на наивысшем уровне значимости ($r=0,356$; $t_{\phi}=4,05$; рис. 68) и ($r=0,380$; $t_{\phi}=4,37$; рис. 69).

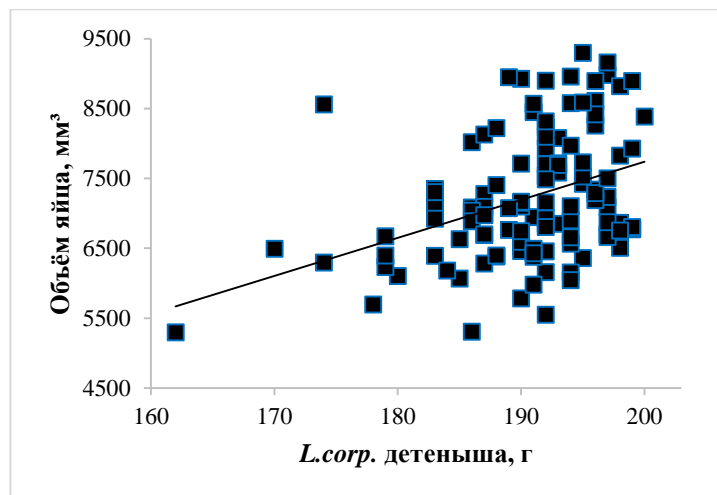


Рис. 68. Соотношение объёма яиц и $L.corp.$ вылупившихся детенышей обыкновенного ужа из Самарской области

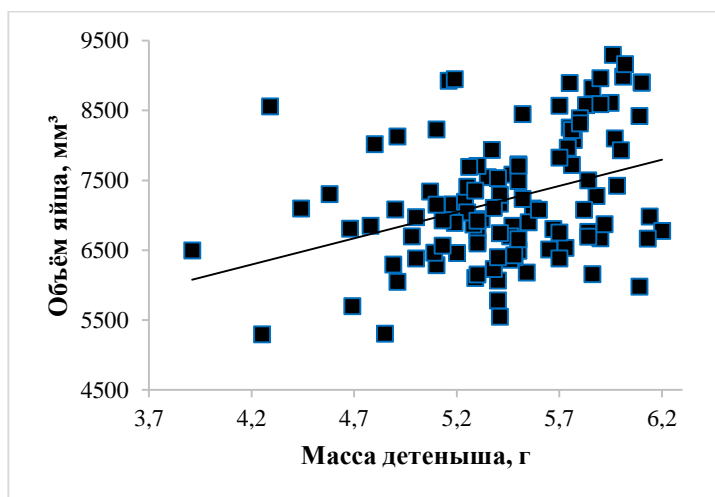


Рис. 69. Соотношение объёма яиц и массы вылупившихся детенышей обыкновенного ужа из Самарской области

Таким образом, самки водяного ужа, как и самки обыкновенного ужа, с увеличением размеров и массы могут откладывать большее количество объёмных яиц, из которых вылупляются более крупные (по длине и массе) детеныши.

Как известно, значительная часть змей погибает во время первой зимовки (Гаранин, 1983). Больше шансов выжить имеют крупные детёныши. Следовательно, динамика численности популяций зависит от доли в них крупных самок. Данный показатель может быть использован для оценки состояния популяций в ходе экологического мониторинга.

Обыкновенная медянка. По авторским данным, длина *L.corp.* беременных медянок ($n=22$) из Волжского бассейна положительно коррелирует с общим количеством потомства (с учетом мёртвых детенышей и жировых яиц, поскольку они также занимают место в яйцеводах самки) ($r=0,741$; $t_{\phi}=4,94$; $P<0,001$; рис. 70). Из рис. 70 видно, что больше 10 детенышей имеют только самки крупнее 545 мм. В то же время, самки этой длины могут родить и меньше (7–8 шт.), а у крупной самки с *L.corp.* 575 мм отмечено всего 5 молодых. Наибольшее количество детенышей (14) родила самая длинная медянка с *L.corp.* 735 мм. Это свидетельствует о том, что

мелкие самки могут иметь только мало детенышей, а крупные – и много, и мало. Данный вывод впервые сделан М.М. Пикуликом и соавторами (1988) для обыкновенного ужа. Согласно результатам моих исследований, он применим также для водяного ужа и обыкновенной медянки.

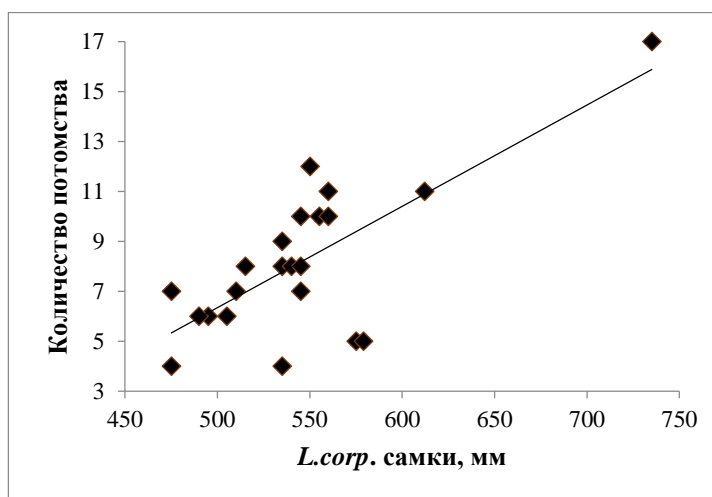


Рис. 70. Соотношение *L.corp.* самок и количества их потомства в помётах обыкновенной медянки из Самарской области

В Итальянских Альпах у обыкновенной медянки количество потомства положительно коррелирует с длиной самок ($r=0,92$; $n=27$; $P<0,001$; рис. 71) (Luiselli, Capula, 1996; Luiselli et al., 1996). Эти же авторы подчеркивают, что в Швейцарии у данного вида обнаруживается такая же зависимость, и коэффициент корреляции у двух рассмотренных популяций существенно не отличается.

Похожие результаты получены в Южной Англии для 23 самок обыкновенной медянки (Reading, 2004b; рис. 72). Автор отмечает, что длина самки – не единственный фактор, влияющий на количество потомства. В своей работе «Влияние состояния самки и количества доступной ей добычи на успех размножения» он пишет, что важную роль в плодовитости медянки играют энергетические запасы, накопленные ей как в сезон размножения, так и в сезон, предшествующий ему.

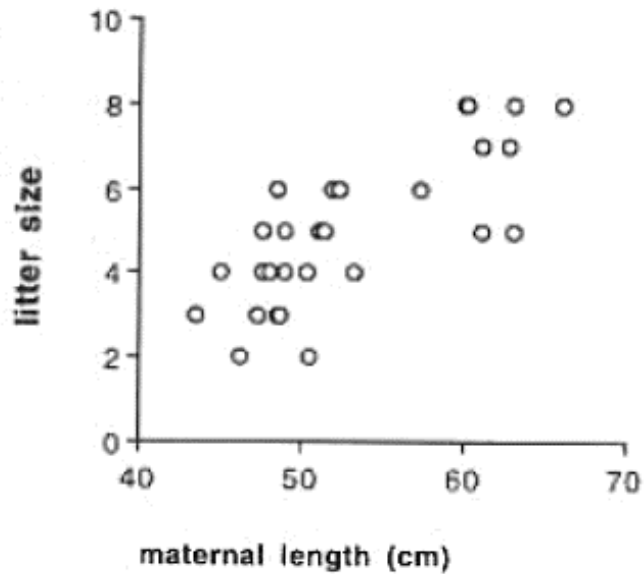


Рис. 71. Соотношение *L.total* самок и количества их потомства в помётах обыкновенной медянки из Итальянских Альп (из: Luiselli et al., 1996).

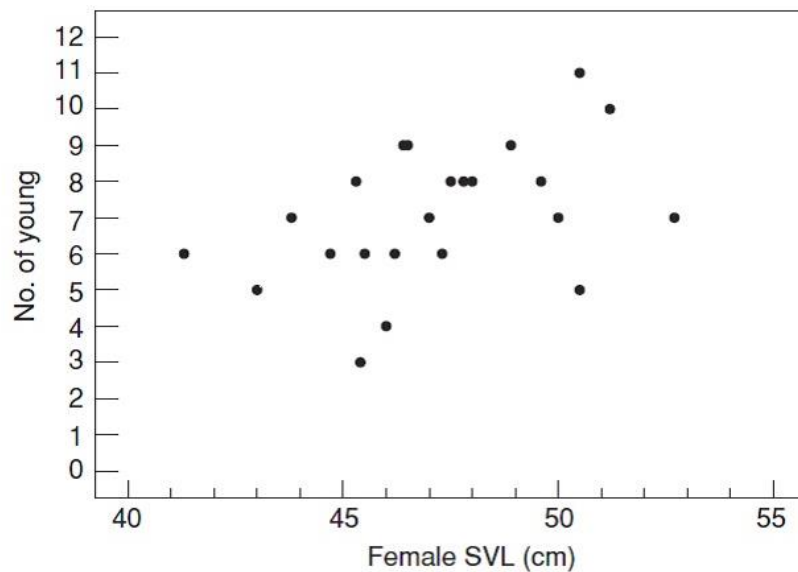


Рис. 72. Соотношение *L.corp.* самок и количества их потомства (определенного методом пальпации) в помётах обыкновенной медянки из Южной Англии (из: Reading, 2004b)

Масса самки перед родами ($n=20$) положительно коррелирует с общим количеством потомства ($r=0,887$; $t_{\phi}=8,16$; $P<0,001$; рис. 73). Л. Луизелли и

соавторы (Luiselli et al, 1996) для обыкновенной медянки из Итальянских Альп установили, что с увеличением длины самки сильно возрастают некоторые репродуктивные возможности (рис. 74). Так, крупные медянки могут беременеть чаще, воспроизводить больше потомства более крупных размеров (имея в виду массу). По их данным, относительная масса кладки RCM, также относительно выше у взрослых (крупных) самок и положительно коррелирует с количеством её потомства. По-видимому, данное утверждение не всегда верно за пределами Итальянских Альп: полученные мною значения RCM обыкновенных медянок из Волжского бассейна достоверно не коррелируют ни с *L.corp.* самок ($r=0,023$; $t_{\phi}=0,10$; $P>0,05$), ни с их массой перед родами ($r=0,130$; $t_{\phi}=0,59$; $P>0,05$), ни с количеством потомства ($r=0,357$; $t_{\phi}=1,71$; $P>0,05$).

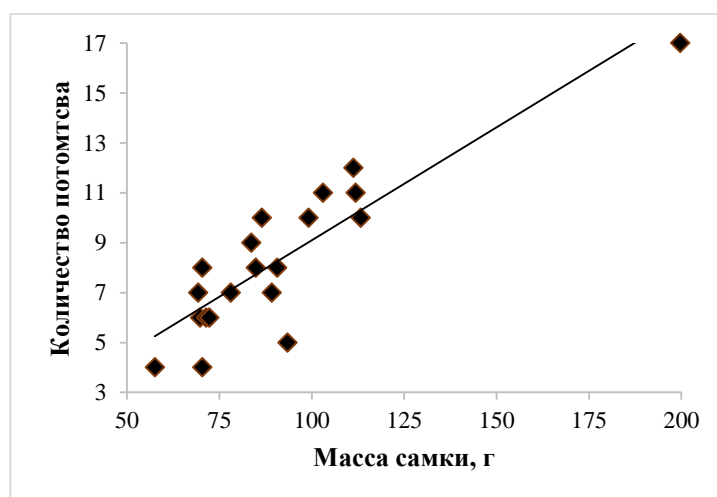


Рис. 73. Соотношение массы самок перед родами и количества их потомства в помётах обыкновенной медянки из Волжского бассейна

Построим график для обыкновенной медянки из Волжского бассейна, аналогичный рис. 73. *L.total* самок ($n=22$) положительно коррелирует с массой детенышей ($r=0,20$; $t_{\phi}=2,76$; $P<0,05$; рис. 75). Однако, связь между массой самки, взвешенной непосредственно перед родами ($n=19$) и массой детенышей статистически значимее ($r=0,29$; $t_{\phi}=3,63$; $P<0,01$; рис. 76) В данном случае не

учитывались самки с мертворожденными детенышами, поскольку последние не взвешивались.

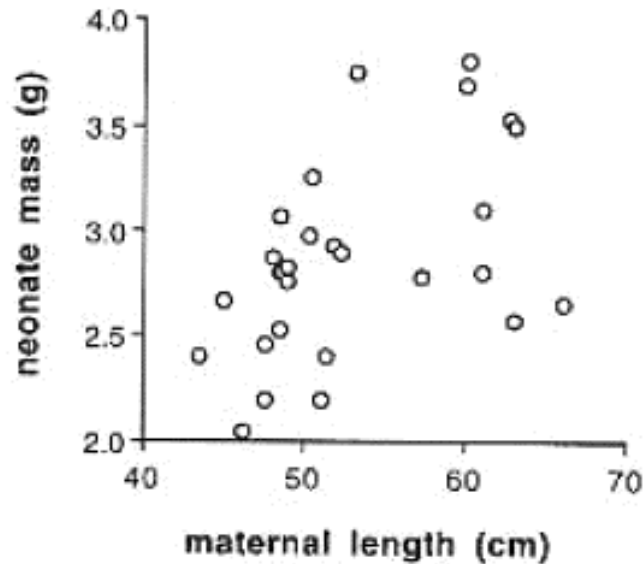


Рис. 74. Соотношение *L.total* самок и массы их потомства в помётах обыкновенной медянки из Итальянских Альп (из: Luiselli et al., 1996)

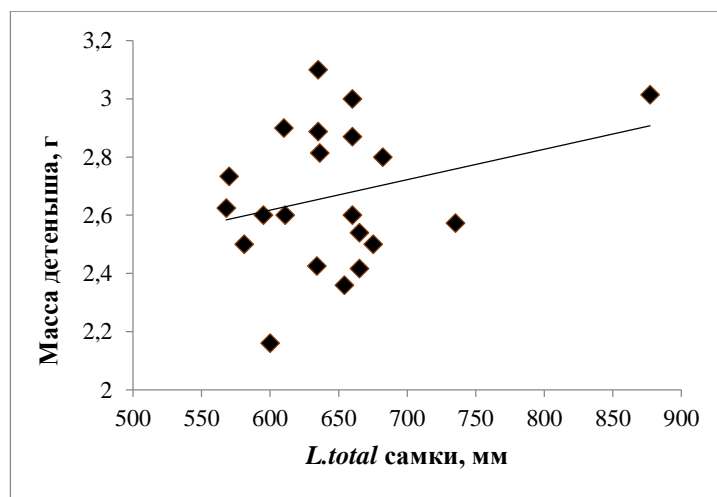


Рис. 75. Соотношение *L.total* самок и массы их потомства в помётах обыкновенной медянки из Волжского бассейна

Статистически значимой корреляции между *L.corp.* детенышей и *L.corp.* самки, *L.corp.* детенышей и массы самки, *L.corp.* детенышей и их количеством не выявлено. Возможно, размеры детенышей формируются за счет

энергетических запасов самки и связаны, в первую очередь с «нагулом массы самки в сезон размножения», т.е. с количеством съеденной ей добычей (Reading, 2004b).

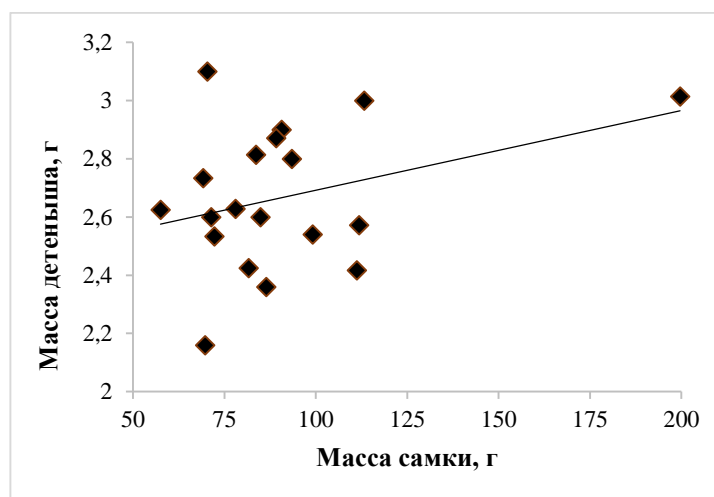


Рис. 76. Соотношение массы самок перед родами и массы их новорождённых в помётах обыкновенной медянки из Волжского бассейна

Узорчатый полоз. Корреляционный анализ проведен для самок узорчатого полоза из Волжского бассейна (по результатам 281 промера длины яиц и 288 промеров диаметра яиц, отложенных 30 самками; 237 вылупившихся детенышей).

У узорчатого полоза в Волжском бассейне общее количество яиц в кладке отрицательно коррелирует с длиной этих яиц ($r=-0,633$; $t_{\phi}=13,59$; рис. 77) и положительно – с их диаметром ($r=0,404$; $t_{\phi}=7,33$; рис. 78) на наивысшем уровне значимости ($P<0,001$). Диаметр яиц отрицательно коррелирует с их длиной ($r=-0,208$; $t_{\phi}=3,53$; рис. 79), что статистически достоверно на 0,1%-ом уровне значимости.

Корреляционные связи, отображенные на рис 77–79, соответствуют таковым у обыкновенного и водяного ужей и свидетельствуют о том, что форма яиц в кладке зависит от их количества – чем больше яиц откладывает самка, тем более округлыми они становятся.

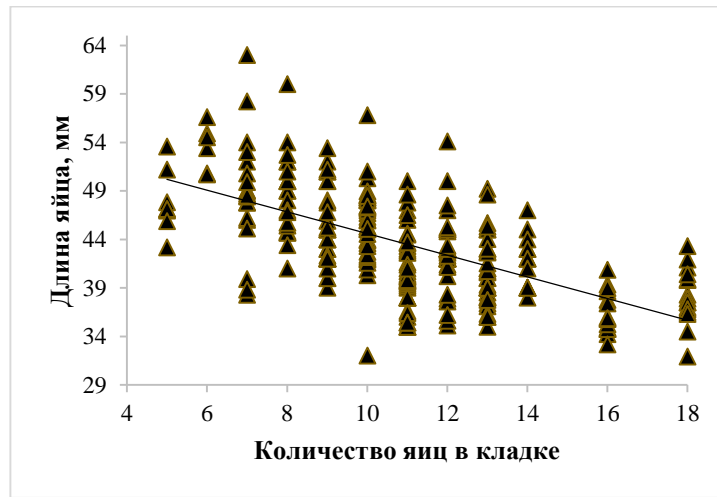


Рис. 77. Соотношение длины яиц и их общего количества в кладках узорчатого полоза из Волжского бассейна

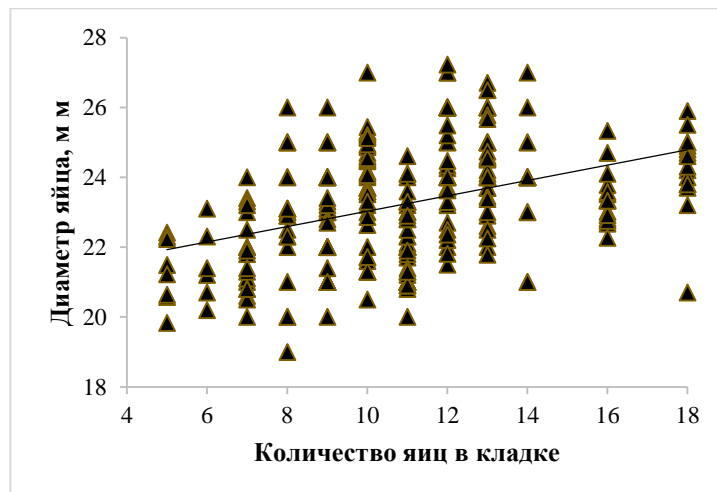


Рис. 78. Соотношение диаметра яиц и их общего количества в кладках узорчатого полоза из Волжского бассейна

Выразим форму яйца через отношение его диаметра к ширине (рис. 80). Как и в случаях с обыкновенным и водяным ужами, чем больше количество яиц в кладке, тем соотношение диаметра и длины яйца d/l ближе к единице, что означает: яйца имеют более округлую, менее вытянутую, форму ($r=0,715$; $t_{\phi}=16,99$). Оценка достоверности коэффициента корреляции опровергает нулевую гипотезу на 0,1%-ном уровне значимости.

Дополнительно подкреплю выявленную зависимость фотографиями кладок узорчатого полоза разного размера (рис. 81, 82) – в первой, состоящей из 8-ми яиц, они имеют удлинённую форму, во второй, включающей 13 яиц – более округлую.

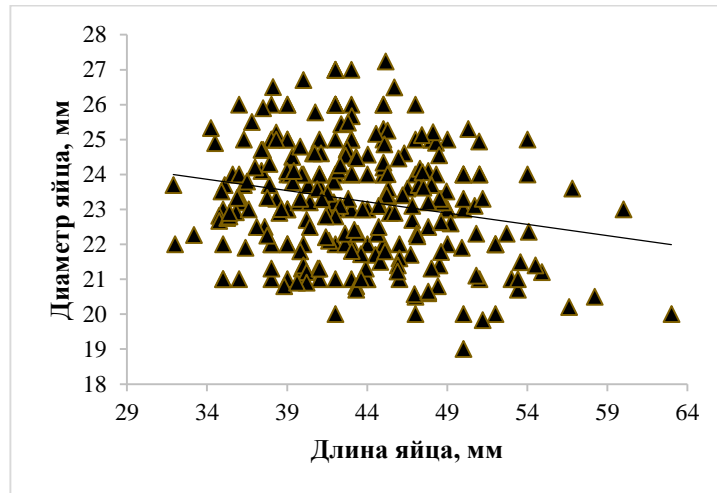


Рис. 79. Соотношение длины и диаметра яиц в кладках узорчатого полоза из Волжского бассейна

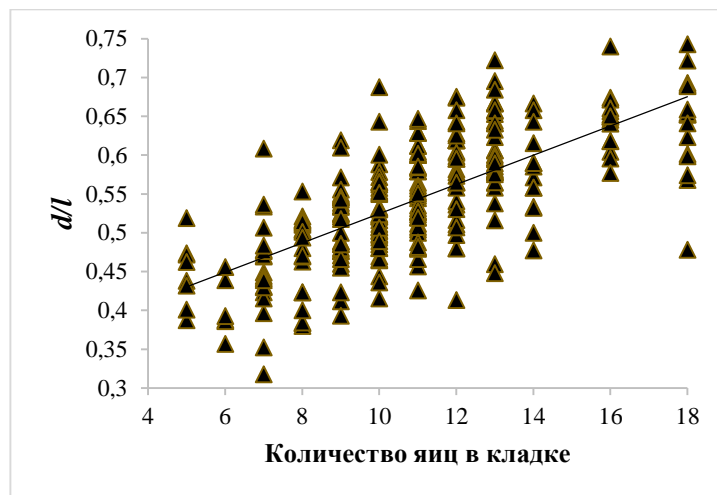


Рис. 80. Соотношение индекса d/l и количества яиц в кладках узорчатого полоза из Волжского бассейна

Таким образом, форма яиц в кладках узорчатого полоза, как и двух видов ужей, зависит от размеров кладок. Выявленная связь между формой яиц и их

количеством в кладках, скорее всего, является универсальной для многих групп яйцекладущих змей.



Рис. 81. Самка узорчатого полоза с кладкой из восьми яиц



Рис. 82. Самка узорчатого полоза с кладкой из 13-ти яиц

Рассмотрим связь между количеством откладываемых яиц и параметрами самки. Длина *L.corp.* беременных самок узорчатого полоза положительно коррелирует с количеством общим количеством (включая жировые) отложенных ими яиц ($r=0,698$; $t_{\phi}=6,72$; $P<0,001$) (рис. 83). Масса самки перед родами положительно коррелирует с общим количеством яиц в кладке ($r=0,853$; $t_{\phi}=10,43$; $P<0,001$; рис. 84).

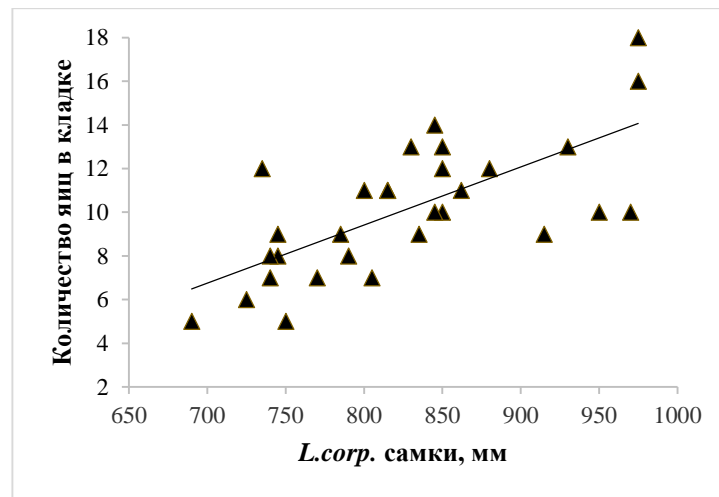


Рис. 83. Соотношение *L.corp.* самок и общего количества отложенных яиц в кладках узорчатого полоза из Волжского бассейна

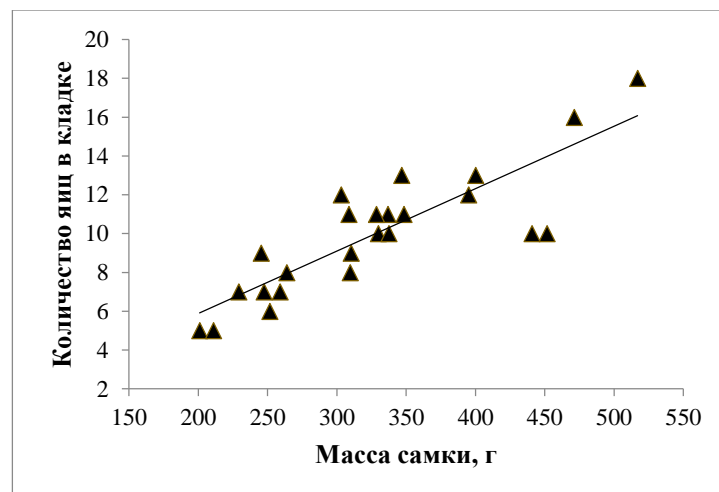


Рис. 84. Соотношение массы самок перед родами и общего количества отложенных ими яиц в кладках узорчатого полоза из Волжского бассейна

Масса кладки положительно коррелирует с длиной самки ($r=0,689$; $t_{\phi}=4,84$; $P<0,001$; рис. 85) и с массой самки перед родами ($r=0,911$; $t_{\phi}=10,85$; $P<0,001$; рис. 86). Статистически значимой корреляции параметров детенышей (*L.corp.*, масса) с аналогичными параметрами самки и с параметрами кладки (масса, количество яиц) не выявлено. Таким образом, у узорчатого полоза, как и у обоих видов ужей, крупные самки могут откладывать больше яиц по сравнению с мелкими.

Статистически значимой корреляции объема яиц с длиной самки, количеством яиц в кладке, длиной и массой вылупившихся детенышей выявлено не было.

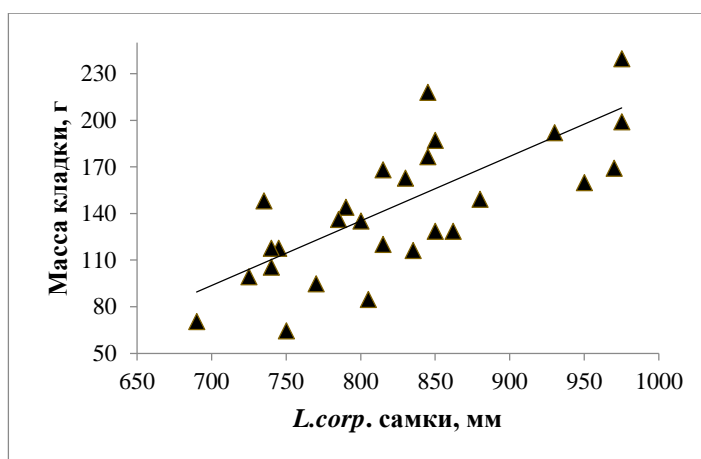


Рис. 85. Соотношение *L.corp.* самок и массы кладок узорчатого полоза из Волжского бассейна

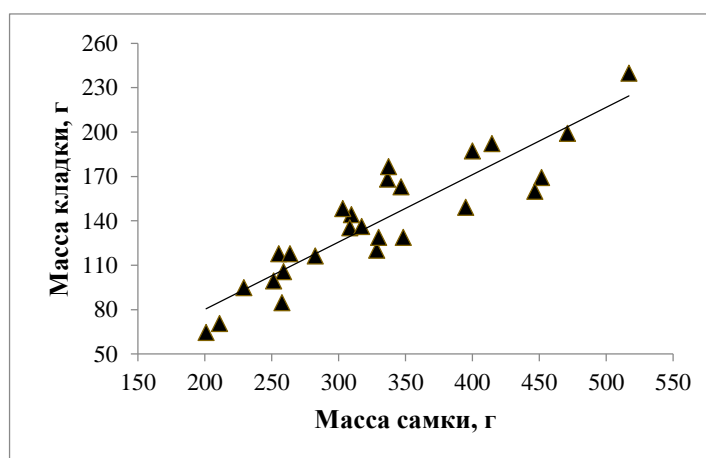


Рис. 86. Соотношение массы самок перед родами и массы кладок узорчатого полоза из Волжского бассейна

ВЫВОДЫ

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

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

3. В Волжском бассейне обыкновенный уж чаще всего проявляет себя как батрахофаг, водяной уж – как ихтиофаг, обыкновенная медянка – как заурофаг. Узорчатый, палласов и каспийский полозы, ящеричная змея питаются в основном млекопитающими, птицами и пресмыкающимися. Отмечены региональные особенности питания – локально в пище этих ужовых могут преобладать и другие таксоны. Так, у обыкновенного ужа локально преобладают карповые рыбы, у водяного ужа – инвазионные виды рыб из семейства бычковых.

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

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев, С.К. Земноводные и рептилии окрестностей озера Баскунчак / С.К. Алексеев, А.Б. Стрельцов, Е.Л. Константинов, О.А. Устюжанина // Богдинско-Баскунчакский заповедник и его роль в сохранении биоразнообразия севера Астраханской области. Перспективы развития экологического туризма: Сб. науч. статей. – Астрахань: Изд-во АГТУ, 2004. – С. 75–76.
2. Альбинизм у животных: Обзор сообщений, поступивших в редакцию // Природа. – 1958. – № 1. – С. 110–111.
3. Аль-Завахра, Х.А. Змеи Татарстана: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Аль-Завахра Худа Авад. –К., 1992. – 130 с.
4. Ананьева, Н.Б. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России / Н.Б. Ананьева, Л.Я. Боркин, И.С. Даревский, Н.Л. Орлов. – М.: АБФ, 1998. – 576 с.
5. Ананьева, Н.Б. Класс Пресмыкающиеся – Reptilia / Аннотированный перечень таксонов и популяций животных, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде (Приложение 3 к Красной книге РФ) / Н.Б. Ананьева, И.С. Даревский // Красная книга Российской Федерации (животные). – М.: АСТ; Астрель, 2001. – С. 853–855.
6. Ананьева, Н.Б. Земноводные и пресмыкающиеся Монголии / Н.Б. Ананьева, Х. Мунхбаяр, Н.Л. Орлов, В.Ф. Орлова, Д.В. Семенов, Х. Тэрбиш. – М.: КМК Лтд., 1997. – 416 с.
7. Атаев, Ч. Пресмыкающиеся гор Туркменистана. / Ч. Атаев. – Ашхабад: Ылым, 1985. – 344 с.
8. Бакиев, А.Г. Змеи Волжско-Камского края / А.Г. Бакиев, В.И. Гаранин, Н.А. Литвинов, А.В. Павлов, В.Ю. Ратников. – Самара: Изд-во СамНЦ РАН, 2004. – 192 с.
9. Бакиев, А.Г. Питание и гельминтофауна совместно обитающих в Среднем Поволжье змей *Natrix natrix* и *N. tessellata* (Colubridae) / А.Г. Бакиев, А.А. Кириллов // Изв. Самар. НЦ РАН. – Т. 2, № 2 (4). – 2000. – С. 330–333.

10. Бакиев, А.Г., Клёнина А.А. Фауна ужовых змей (Colubridae) Волжского бассейна: к истории установления видового состава / А.Г. Бакиев, А.А. Клёнина // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2015. – Т. 24, № 1. – С. 222–226.
11. Бакиев, А.Г. Данные о распространении и экологии медянки в Самарской области / А.Г. Бакиев, Д.В. Магдеев, А.Н. Песков // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 2. – Тольятти, 1996. – С. 72–73.
12. Бакиев, А.Г. Змеи Самарской области / А.Г. Бакиев, А.Л. Маленев, О.В. Зайцева, И.В. Шуршина. – Тольятти: Кассандра, 2009. – 170 с.
13. Бакиев, А.Г. Пресмыкающиеся / А.Г. Бакиев, А.А. Поклонцева // Могутова гора: взаимоотношения человека и природы. – Тольятти: Кассандра, 2012. – С. 57–59.
14. Банников, А.Г. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР / А.Г. Банников, И.С. Даревский, В.Г. Ищенко, А.К. Рустамов, Н.Н. Щербак – М.: Просвещение, 1977. – 414 с.
15. Баринов, В.Г. Исследование герпетофауны Самарской Луки / В.Г. Баринов // Экология и охрана животных: Межвуз. сб. – Куйбышев: КГУ, 1982. – С. 116–129.
16. Белик, В.П. Ревизия фауны рептилий степного Придонья // Современная герпетология / В.П. Белик. – 2011. Т. 11, вып. 1/2. – С. 3–27.
17. Белик, В.П., Трофименко В.В. Узорчатые полозы *Elaphe dione* в колонии береговушек *Riparia riparia* на Северском Донце / В.П. Белик, В.В. Трофименко // Рус. орнитол. журн. – 2009. – Т. 18, экспресс-выпуск 486. – С. 882–883
18. Березовиков, Н.Н. Змеи – разорители птичьих гнёзд / Н.Н. Березовиков, В.А. Егоров // Рус. орнитол. журн. – 2007. – Т. 16, экспресс-выпуск 352. – С. 462–464.

19. Богданов, О.П. Фауна Узбекской ССР. Земноводные и пресмыкающиеся / О.П. Богданов. – Ташкент: Изд. АН Узб. ССР, 1960. – 259 с.
20. Большаков, В.Н. Амфибии и рептилии Среднего Урала / В.Н. Большаков, В.Л. Вершинин. – Екатеринбург: УрО РАН, 2005. – 124 с.
21. Боркин, Л.Я. Краткий очерк развития герпетологии в России / Л.Я. Боркин // Московские герпетологи. – М.: Изд-во КМК, 2003. – С. 7–33.
22. Вершинин, В.Л. Амфибии и рептилии Урала / В.Л. Вершинин. – Екатеринбург: УрО РАН, 2007. – 171 с.
23. Вечканов, В.С. Животный мир Мордовии. Позвоночные: Учебное пособие / В.С. Вечканов, Л.Д. Альба, А.Б. Ручин, В.А. Кузнецов. – Изд. 2. – Саранск: Изд-во Морд. ун-та, 2007. – 292 с.
24. Вилкина, Е.А. Особенности питания островной популяции узорчатого полоза (*Elaphe diene*) острова Круглый средней зоны Волгоградского водохранилища / Е.А. Вилкина, В.Г. Табачишин, Г.В. Шляхтин // Современная герпетология: Сб. науч. тр. – Вып. 1. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2000. – С. 66–68.
25. Владимирова, Т.Г. К вопросу изучения морфометрии и фенетики обыкновенного ужа *Natrix natrix* (Squamata, Reptilia) / Т.Г. Владимирова // Науч. тр. нац. парка «Чаваш вармане». Т. 3. – Чебоксары: Новое время, 2010. – С. 116–122.
26. Ганщук, С.В. К биологии и морфологии пресмыкающихся в Камском Предуралье / С.В. Ганщук, О.А. Данилина, Н.А. Литвинов и др. // Вопросы герпетологии. – Пушкино; М.: МГУ, 2001. – С. 64–67.
27. Гаранин, В.И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. / В.И. Гаранин. – М.: Наука, 1983. – 175 с.
28. Гаранин, В.И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжского бассейна: Библиография. / В.И. Гаранин, А.Г. Бакиев. – Тольятти: Кассандра, 2012. – 248 с.

29. Гаранин, В.И. Животный мир Восточного Закамья (позвоночные) / В.И. Гаранин, И.Я. Егоров, Г.А. Рябова. – Альметьевск, 2000. – 237 с.
30. Герасимов, В.П. Рыбы, земноводные, пресмыкающиеся и изучение их в школе / В.П. Герасимов. – М.: Гос. учебно-пед. изд-во Мин-ва просвещения РСФСР, 1962. – 227 с.
31. Горбунов, А.К. Пресмыкающиеся / А.К. Горбунов, Н.Н. Семенова, В.М. Иванов // Бондарев Д.В., Гаврилов Н.Н., Горбунов А.К. и др. Астраханский заповедник. – М.: Агропромиздат, 1991. – С. 115–117.
32. Гордеев, Д.А. Видовой состав и биологические особенности чешуйчатых Волгоградской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.04 / Гордеев Дмитрий Анатольевич – Казань, 2012. – 22 с.
33. Горелов, М.С. Земноводные и пресмыкающиеся Самарской области, нуждающиеся в охране (Страницы Красной книги Самарской области) / М.С. Горелов // Бюл. «Самарская Лука». – 1992. – № 3. – С. 148–154.
34. Гуртовой, Н.Н. Практическая зоотомия позвоночных. Земноводные, пресмыкающиеся / Н.Н. Гуртовой, Б.С. Матвеев, Ф.Я. Дзержинский. – М.: Высш. шк., 1978. – 408 с.
35. Даревский, И.С. Скальные ящерицы Кавказа (Систематика, экология и филогения полиморфной группы кавказских ящериц подрода *Archaeolacerta*) / И.С. Даревский. – Л.: Наука, 1967. – 214 с.
36. Даркшевич, Я. В Бузулукском бору / Я. Даркшевич // По родному краю (Сборник краеведческих очерков). – Изд. 2. – Чкалов: Чкаловское кн. изд-во, 1956. – С. 173–186.
37. Двигубский, И.А. Изображения и описания животных Российской империи, издаваемые Иваном Двигубским. № 8 / И.А. Двигубский. – М.: Университ. типография, 1817. – 27 с.
38. Дробенков, С.М. Сравнительный анализ питания симпатрических змей *Vipera berus* (L.), *Natrix natrix* (L.), *Coronella austriaca* (Laur.) / С.М. Дробенков // Экология. – 1995. – № 3. – С. 222–226.

39. Дробенков, С.М. Сравнительная оценка трофо-функциональной роли рептилий в различных типах экосистем Беларуси: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Дробенков Сергей Михайлович. – Минск: Институт зоологии АН Беларуси, 1996. – 20 с.
40. Дрягин, П.А. Рептилии и амфибии Вятского края / П.А. Дрягин // Труды Вятского Пед. ин-та им. В.И. Ленина. – Т. 1. – Вятка: ВПИ, 1926. – С. 113–155.
41. Дубинина, М. Н. Динамика паразитофауны ужей приморской части дельты Волги / М. Дубинина // Тр. ЗИН АН СССР. – 1953. – Т. XIII. – С. 171–190.
42. Емельянов, А.А. Змеи Дальнего Востока / А.А. Емельянов // Записки Владивосток. отдела Рус. геогр. об-ва. – 1929. – Т. III, вып. 1. – С. 1–208.
43. Епланова, Г.В. К методике инкубации яиц рептилий / Г.В. Епланова, А.А. Клёнина // Современная герпетология. – 2013. – Т. 13, вып. 3/4. – С. 160–163.
44. Ермаков, О.А. Земноводные и пресмыкающиеся Пензенской области: Методические рекомендации / О.А. Ермаков. – Пенза, 1997. – 40 с.
45. Ждокова, М.К. Эколого-морфологический анализ фауны амфибий и рептилий Калмыкии: Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Ждокова Мира Каплановна. – Саратов, 2003. – 262+[21] с.
46. Завьялов, Е.В. Особенности гнездования варакушки *Luscinia svecica* на севере Нижнего Поволжья / Е.В. Завьялов, В.Г. Табачишин, Н.Н. Якушев // Рус. орнитол. журн. – 2007. – Т. 16, экспресс-выпуск 379. – С. 1294–1295.
47. Иванов, В.М. Видовой состав и экологические особенности трематод рептилий дельты Волги / В.М. Иванов, Н.Н. Семенова // Паразитология. – 2000. – Т. 34. – Вып. 3. – С. 228–233.
48. Ивантер, Э.В. Животный мир Карелии. Земноводные и пресмыкающиеся / Э.В. Ивантер. – Петрозаводск, 1975. – 101 с.

49. Киреев, В.А. Особенности питания желтобрюхого полоза *Coluber jugularis* (L.) в Калмыкии / В.А. Киреев // Животный мир Калмыкии, его охрана и рациональное использование. (Сб. статей). – Элиста, 1977. – С. 82–86.
50. Киреев, В.А. Земноводные и пресмыкающиеся Калмыкии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Киреев Василий Андреевич. – Киев: Ин-т зоол. АН УССР, 1982. – 20 с.
51. Киреев, В.А. Животный мир Калмыкии. Земноводные и пресмыкающиеся / В.А. Киреев. – Элиста: Калмыцкое кн. изд-во, 1983. – 112 с.
52. Клёнина, А.А. Случай поедания водяного ужа обыкновенной медянкой в природе / А.А. Клёнина // Современная герпетология. – 2013. – Т. 13, вып. 3/4. – С. 164–165.
53. Клёнина, А.А. О корреляционной связи формы яиц с их количеством в кладках обыкновенного ужа *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) / А.А. Клёнина, А.Г. Бакиев // Принципы экологии. – 2014. – Т. 3, № 4. – С. 68–77.
54. Корнева, Л.Г. Биология размножения змей и их эмбриональное развитие в связи со способом усвоения зародышем питательных веществ яйца: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: б/н / Корнева Людмила Гавриловна. – Ташкент: Фан УзССР, 1969. – 18 с.
55. Коросов, А.В. Экология обыкновенной гадюки на Севере / А.В. Коросов. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. – 264 с.
56. Коросов, А.В. Компьютерная обработка биологических данных: метод. Пособие / А.В. Коросов, В.В. Горбач. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. – 84 с.
57. Коротков, Ю.М. Очерк экологии популяций змей Приморского края / Ю.М. Коротков. – Владивосток: ДВНЦАН СССР, 1978. – С. 3–15.
58. Косарева, Н.А. Рептилии юга Сталинградской области. (Предварительное сообщение) / Н.А. Косарева // Ученые записки Сталингр.

гос. пед. ин-та им. А.С. Серафимовича. – Вып. 2. Зоология, ботаника, химия. – Сталинград: Обл. книгоизд-во, 1950. – С. 227–240.

59. Красавцев, Б.А. Исследование питания амфибий и рептилий: Дис. ... канд. биол. наук: б/н / Красавцев Борис Аркадьевич – М.: МГУ, 1938. – 162 с.

60. Кривошеев, В.А. Эколого-фаунистическая характеристика низших наземных позвоночных Ульяновской области и рекомендации по сохранению их разнообразия: Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Кривошеев Владимир Александрович. – Ульяновск: Ульяновский гос. ун-т, 2002. – 206 с.

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

62. Кубанцев, Б.С. Животный мир Волгоградской области. Наземные позвоночные животные / Б.С. Кубанцев, В.Я. Уварова, Н.А. Косарева. – Волгоград: Волгоградское кн. изд-во, 1962. – 192 с.

63. Кудрявцев, С.В. Террариум и его обитатели / С.В. Кудрявцев, В.Е. Фролов, А.В. Королев. – М.: Лесн. пром-сть, 1991. – 350 с.

64. Кукушкин, О.В. Распространение и эколого-морфологические особенности обыкновенной медянки (*Serpentes, Colubridae*) в Крыму / О.В. Кукушкин, Е.Ю. Свириденко // Состояние природных комплексов Крымского природного заповедника и других заповедных территорий Украины, их изучение и охрана (Материалы научно-практической конференции, посвященной 80-летию Крымского природного заповедника). – 2003. – с. 148–151.

65. Кунаков, М.Е. Животный мир Калужской области / М.Е. Кунаков. – Тула: Приокское кн. изд-во, 1979. – 168 с.

66. Куранова, В.Н. Бескровные методы изучения питания змей / В.Н. Куранова, В.Г. Колбинцев // Экология наземных позвоночных Сибири. – Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1983. – С. 161–169.

67. Кучеров, Е.В. Календарь природы Башкирии / Е.В. Кучеров. – Уфа: Башкирское кн. изд-во, 1960. – 84 с.
68. Лазарева, О.Г. Змеи Ивановской области: численность, распределение, краткий морфологический и биологический очерк / О.Г. Лазарева // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. – Вып. 6. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. – С. 63–70.
69. Лазарева, О.Г. Сравнительный анализ основных параметров экологических ниш змей Комсомольского заповедника / О. Г. Лазарева // Вестн. Ивановского гос. ун-та. Сер. «Биология. Химия. Физика. Математика». – 2004. – Вып. 3. – С. 12–18.
70. Лепехин, И.И. Дневные записки путешествия доктора и Академии Наук адъюнкта Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства, 1768 и 1769 году. [Ч. 1] / И.И. Лепехин – СПб.: При Императорской Академии Наук, 1771. – [VIII]+538 с.
71. Лепин, А.Т. Обзор амфибий и рептилий Жигулевского заповедного участка / А.Т. Лепин. – [1939]. – 7 с.
72. Лукина, Г.П. Пресмыкающиеся Западного Предкавказья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: б/н / Лукина Галина Пантелеймоновна. – Ростов-на-Дону, 1966. – 19 с.
73. Мальчевский, А.С. Фауна позвоночных животных узких полезационных лесных полос Заволжья (с точки зрения сложения биоценозов и значения их изменения): Дис. ... канд. биол. наук: б/н / Мальчевский Алексей Сергеевич. – Л.: ЛГУ, 1941. – 286 с.
74. Мамбетжумаев, А.М. К биологии размножения бухарской синицы *Parus bokharensis* в низовьях Амударьи / А.М. Мамбетжумаев // Рус. орнитол. журн. – 1999. – Экспресс-вып. 76. – С. 15–23.
75. Марков, Г.С. Материалы по экологии и паразитологии ящериц и змей в Волгоградской области / Г.С. Марков, Н.А. Косарева, Б.С. Кубанцев // Паразитические животные. – Волгоград, 1969. – С. 198–220.

76. Маркузе, В.К. Значение ужей в нерестово-выростных хозяйствах дельты Волги / В.К. Маркузе // Вопросы ихтиологии. – 1964а. – Т. 4, вып. 4 (33). – С. 736–745.
77. Маркузе, В.К. Хозяйственное значение рыбадных птиц, пресмыкающихся и земноводных в нерестово-выростных хозяйствах дельты Волги / В.К. Маркузе // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. – 1964б. – № 2. – С. 39–42.
78. Мартино, К.В. Ящеричная змея уничтожает гадюк / К.В. Мартино // Природа. – 1961. – № 9. – С. 109–110.
79. Мартино, К.В. Количественный учет ящеричных змей (*Malpolon monspessulanus* Hermann) в западной части Прикаспийской низменности / К.В. Мартино // Зоол. журн. – 1962. – Т. 41, вып. 1. – С. 145–147.
80. Миллер, И.Д. Батрахо- и герпетофауна Тульской области / И.Д. Миллер, О.В. Скалон, С.А. Рябов // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1985. – С. 140–141.
81. Моднов, В.С. Особенности экологии обыкновенного ужа *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) Цининского лесного массива (Тамбовская область) / В.С. Моднов // Вестн. Тамбов. ГУ. – 2010. – Т. 15, вып. 3. – С. 660–664.
82. Морозенко, Н.В. Эколого-морфологическая структура и фенетический анализ популяций обыкновенного ужа (*Reptilia; Colubridae, Natrix natrix*) Нижнего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Морозенко Наталья Владимировна. – Саратов: ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ», 2003. – 19 с.
83. Мухелишвили, Т.А. Пресмыкающиеся Восточной Грузии / Т.А. Мухелишвили. – Тбилиси: Мецниереба, 1970. – 244 с.
84. Нарбаева, С.П. Пресмыкающиеся у юннатов / С.П. Нарбаева // Удивительный мир пресмыкающихся. – М.: Научный мир, 2003. – С. 231–243.
85. Никитенко, М.Ф. Пресмыкающиеся Советской Буковины / М.Ф. Никитенко // Животный мир Советской Буковины. – Черновцы: Изд. Черновицкого гос. ун-та, 1959. – С. 134–159.

86. Никольский, А.М. Гады и рыбы. Библиотека естествознания / А.М. Никольский. – СПб.: Акц. Общ. Брокгауз-Ефрон, 1902. – 874 с.
87. Никольский, А.М. Пресмыкающиеся и земноводные Российской империи. (*Herpetologia rossica*) / А.М. Никольский // Записки Имп. Акад. Наук. VIII серия. Физ.-матем. отд. – Т. XVII, № 1. – СПб., [1906] 1905. – 518 с.
88. Никольский, А.М. Определитель пресмыкающихся и земноводных Российской Империи / А.М. Никольский. – Харьков: Русская Типография и Литография, 1907. – 182 с.
89. Никольский, А.М. Фауна России и сопредельных стран: Пресмыкающиеся (*Reptilia*) / А.М. Никольский. – Т. 2. *Ophidia*. – Петроград, 1916. – 350 с.
90. Орлов, Е.И. Материалы к познанию фауны наземных позвоночных приморской полосы Калмыцкой области (с предисловием И.И. Траут) / Е.И. Орлов, Б.К. Фенюк // Материалы к познанию фауны Нижнего Поволжья. – Вып. I. – Саратов: Изд. Отдела Применения НИЛОВ, 1927. – С. 39–87.
91. Орлова, В.Ф. Природа России: жизнь животных. Земноводные и пресмыкающиеся / В.Ф. Орлова, Д.В. Семенов. – М.: ООО Фирма «Изд-во АСТ», 1999. – 480 с.
92. Павлов, А.В. Животный мир Республики Татарстан. Амфибии и рептилии. Методы их изучения / А.В. Павлов, Р.И. Замалетдинов. – Казань, 2002. – 92+[16] с.
93. Павлов, А.В. О двух видах ужеобразных (*Colubridae*) Саралинского участка Волжско-Камского государственного природного заповедника / А.В. Павлов, И.В. Петрова // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 8. Тольятти, 2005. С. 135-143.
94. Параскив, К.П. Пресмыкающиеся Казахстана / К.П. Параскив. – Алма-Ата: Изд-во АН Казахской ССР, 1956. – 228 с.
95. Пикулик, М.М. Пресмыкающиеся Белоруссии / М.М. Пикулик, В.А. Бахарев, С.В. Косов. – Минск: Наука и техника, 1988. – 166 с.

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

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

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

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

100. Положенцев, П.А. Классы пресмыкающиеся и земноводные / П.А. Положенцев // Животный мир Среднего Поволжья (полезные и вредные животные). – Куйбышев: Кн. изд-во, 1937. – С. 91–99.

101. Положенцев, П.А. Классы пресмыкающиеся и земноводные / П.А. Положенцев // Животный мир Среднего Поволжья (полезные и вредные животные). – 2-е изд. – Куйбышев: ОГИЗ, 1941. – С. 103–114.

102. Попов, В.А. Пресмыкающиеся / В.А. Попов, А.В. Лукин // Животный мир Татарии. (Позвоночные). – Казань, 1949. – С. 141–149.

103. Попов, В.А. Результаты изучения животного мира зоны затопления Куйбышевской ГЭС / В.А. Попов, Ю.К. Попов, Г.П. Приезжев и др. // Тр. Казан. фил. АН СССР. Сер. биол. наук. – Вып. 3. – Казань: Таткнигоиздат, 1954. – С. 7–217.

104. [Попов, Н.С.] Земноводные // Хозяйственное описание Пермской губернии по гражданскому и естественному ее состоянию в отношении к земледелию, многочисленным рудным заводам, промышленности и

домоводству. Ч. II / Н.С. Попов. – СПб.: Императорская типография, 1804. – С. 265–267.

105. Приклонский, С.Г. К герпетофауне Окского заповедника / С.Г. Приклонский, И.М. Панченко, М.В. Онуфрениа // Проблемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов: Материалы науч.-практ. конф., посвященной 70-летию Воронежского биосферного гос. заповедника. – Воронеж, 1997. – С. 103–104.

106. Пузанов, И.И. Животный мир Горьковской области / И.И. Пузанов, В.И. Козлов, Г.П. Кипарисов. – Горький: Горьк. кн. изд-во, 1955. – 587 с.

107. Путешествие Ибн-Фадлана на Волгу. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – 193+[37] с.

108. Рыжов, М.К. О питании амфибий и рептилий в условиях Республики Мордовия / М.К. Рыжов // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. – Вып. 10. – Тольятти, 2007. – С. 133–136.

109. [Рычков, П.И.] Топография Оренбургская, то есть: обстоятельное описание Оренбургской губернии, сочиненное Коллежским Советником и Императорской Академии Наук Корреспондентом Петром Рычковым. Часть первая / П.И. Рычков – СПб.: Имп. Акад. наук, 1762. – 331 с.

110. Рябов, С.А. К вопросу об экологии рептилий Тульской области / С.А. Рябов // Биологическое разнообразие Тульского края на рубеже веков: Сб. науч. тр. – Вып. 4. – Тула: Гриф и К, 2004. – С. 66–68.

111. Сабанеев, Л. Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губ / Л. Сабанеев. – М.: Тип. В. Готье, 1874. – 204 с.

112. Саид-Алиев, С.А. Земноводные и пресмыкающиеся Таджикистана / С.А. Саид-Алиев. – Душанбе: Дониш, 1979. – 146 с.

113. Сластененко, Е.П. Земноводные и пресмыкающиеся / Е.П. Сластененко // Природа Ростовской области. Ростов-на-Дону: Ростовское обл. книгоиздательство, 1940. – С. 249–256.

114. Смирнова, Ю.А. Изучение внутривидовой структуры в комплексе *E. dione* – *E. bimaculata* с использованием молекулярных маркеров РАПД / Ю.А. Смирнова, С.А. Рябов, Н.Б. Ананьева // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конференции. – Тольятти, 2003. – С. 80–82.
115. Стрельцов, А.Б. О герпетофауне Богдинско-Баскунчакского заповедника и одноименного заказника / А.Б. Стрельцов, Е.Л. Константинов, С.К. Алексеев, О.А. Устюжанина // Вестн. Калужского ун-та. – 2006. – Вып. 2. – С. 30–35.
116. Табачишина, И.Е. Эколого-морфологический анализ фауны рептилий севера Нижнего Поволжья: Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Табачишина Ирина Евгеньевна. – Саратов: Саратовский гос. ун-т, 2004. – 182 с.
117. Табачишина, И.Е. Динамика роста степной гадюки *Vipera ursini* на севере Нижнего Поволжья / И.Е. Табачишина, В.Г. Табачишин, Е.В. Завьялов // Современная герпетология. – 2003. – Т. 2. – С. 154–157.
118. Терентьев, П.В. К познанию пресмыкающихся и земноводных Чувашской АССР / П.В. Терентьев // Тр. Об-ва Естествоисп. при Казанском ун-те. – Т. LII, вып. 6. – 1935. – С. 39–59.
119. Терентьев, П.В. Определитель земноводных и пресмыкающихся / П.В. Терентьев, С.А. Чернов. – М.: Сов. наука, 1949. – 340 с.
120. Тертышников, М.Ф. Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья / М.Ф. Тертышников – Ставрополь: Ставропольсервисшкола. 2002. – 240 с.
121. Тертышников, М.Ф., Высотин А.Г. Пресмыкающиеся Ставропольского края. Сообщение II. (Змеи) / М.Ф. Тертышников, А.Г. Высотин // Проблемы региональной фауны и экологии животных: Сб. науч. тр. – Ставрополь, 1987. – С. 91–137.
122. Ткаченко, А.А. Дополнение к списку позвоночных Башкирского заповедника / А.А. Ткаченко // Сб. тр. Башкирского государственного заповедника. – Вып. 3. – М.: Лесная промышленность, 1971. – С. 125–131.

123. Хабибуллин, В.Ф. Фауна пресмыкающихся Республики Башкортостан / В.Ф. Хабибуллин. – Уфа: Изд. Башк. ун-та, 2001. – 128 с.
124. Хидиров, Х.О. Пресмыкающиеся гор северного Таджикистана (фауна, экология, этология, зоогеография и охрана): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Хидоров Худойкул Облокулович. – Ташкент, 2006. – 13 с.
125. Хлебников, В.А. Позвоночные враги промысловых птиц и зверей Астраханского края / В.А. Хлебников // Астрахань и Астраханский край. – Сб. 1. – Астрахань: Изд-во «Коммунист», 1924. – С. 39–82.
126. Червона книга України. Тваринний світ. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 600 с.
127. Чернов, С.А. Пресмыкающиеся – Reptilia / С.А. Чернов // Животный мир СССР. – Т. 4. Лесная зона. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – С. 204–219.
128. Чернов, С.А. Эколого-фаунистический обзор пресмыкающихся юга междуречья Волга–Урал / С.А. Чернов // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1954. – Т. XVI. – С. 137–158.
129. Чугуевская, Н.М. Ужи (Serpentes, Colubridae, *Natrix*) Волжского бассейна: экология и охрана: Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Чугуевская Наталья Михайловна. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2005. – 179 с.
130. Шапошников, В.М. Охрана узорчатого полоза на Самарской Луке / В.М. Шапошников, В.П. Жуков // Охрана животных в Среднем Поволжье. – Куйбышев, 1988. – С. 25–29.
131. Шляхтин, Г.В. Экология питания обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) на севере Нижнего Поволжья / Г.В. Шляхтин, В.Г. Табачишин, Е.В. Завьялов // Современная герпетология: Сб. науч. тр. – Т. 3/4. – Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2005а. – С. 111–116.
132. Шляхтин, Г.В. Амфибии и рептилии: Учебное пособие / Г.В. Шляхтин, В.Г. Табачишин, Е.В. Завьялов // Животный мир Саратовской области. Кн. 4. – Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2005б. – 116 с.

133. Щербак, Н.Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма / Н.Н. Щербак. – Киев: Наукова думка, 1966. – 240 с.
134. Щербак, Н.Н. К распространению и экологии некоторых пресмыкающихся Юга Восточной Сибири / Щербак, Н.Н. // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке – Л., 1981. – С. 125–128.
135. Щербак, Н.Н. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат / Н.Н. Щербак, М.И. Щербань. – Киев: Наукова думка, 1980. – 268 с.
136. Эверсманн, Э. Естественная история Оренбургского края. Ч. 1 / Э. Эверсманн. – Оренбург: Тип. Штаба Отдельного Оренбургского Корпуса, 1840. – 99 с.
137. Яковлева, И.Д. Пресмыкающиеся Киргизии / И.Д. Яковлева. – Фрунзе: Илим, 1964. – 272 с.
138. Яковлев, В.А. Земноводные и пресмыкающиеся Алтайского заповедника : Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Яковлев Владимир Александрович. – Л., 1984. – 161 с.
139. Ajtić, R. Unexpected life history traits in a very dense population of dice snakes / R. Ajtić, L. Tomović, B. Sterijovski et al. // Zoologischer Anzeiger. – 2013. – V. 252. – 350–358.
140. Andren, C. Observation of the herpetofauna of Turkey in 1968–1973 / C. Andren, G. Nilson // British journal of herpetology. – 1976. – V. 5, N. 7. – P. 575–584.
141. Bakiev, A. Diet and Parasitic Helminths of Dice Snakes from the Volga Basin, Russia / A. Bakiev, A. Kirillov, K. Mebert // The Dice Snake, *Natrix tessellata*: Biology, Distribution and Conservation of a Palearctic Species / Mertensiella. – 2011. – N. 18. – P. 325–329.
142. Baruš, V. Plazi – Reptilia. Fauna ČSFR / V. Baruš, M. Kminiak, B. Král et al. – Sv. 26. – Praha: Academia, 1992. – 224 p.
143. Boulenger, G.A. Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History). Volume II., containing the conclusion of the Colubridae Aglyphae

/ Boulenger, G.A. – London: Printed by the order of the Trustees, 1894. – XII+382 p.+XX plates+18 p.

144. Capula, M. Dietary, Thermal and Reproductive Ecology of *Natrix tessellata* in Central Italy: A Synthesis / M. Capula, E. Filippi, L. Rugiero, L. Luiselli // The Dice Snake, *Natrix tessellata*: Biology, Distribution and Conservation of a Palaeartic Species / Mertensiella. – 2011. – N. 18. – P. 147–153.

145. Drobenkov, S.M. Ecology of Smooth snake (*Coronella austriaca* Laur.) in Belarus' / S.M. Drobenkov // Russian journal of herpetology. – 2000. – V. 7, N. 2. – P. 135–138.

146. Eichwald, E. Zoologia specialis, quam expositis animalibus tum vivis, tum fossilibus potissimum rossiae in universum, et poloniae in specie, in usum lectionum publicarum in Universitate Caesarea Vilnensi. – T. III. – Vilnae: Typis Josephi Zawadzki, 1831. – 404 p.

147. Gmelin, J.F. Caroli a Linné Systema Naturae / J.F. Gmelin. – Ed. 13. – Tom I. Pars III. – Lipsiae: G.E. Beer, 1789. – P. 1033–2224.

148. Gooddard, P., Spellerberg I. Reproduction as a factor in the conservation of *Coronella austriaca* Laur. in Southern England / P. Gooddard, I. Spellerberg // Bull. Ecol. – 1980. – V. 11, № 3–4. – P. 138–143.

149. Gvozdenović, S. Melanism in *Natrix natrix* and *Natrix tessellata* (Serpentes: Colubridae) from Montenegro / S. Gvozdenović, M. Schweiger // Ecologica Montenegrina. 2014. V. 1 (4). P. 231-233.

150. Happ, F. Fund einer Albino-Schlingnatter (*Coronella austriaca austriaca* Laurenti, 1768) auf dem Magdalensberg in Kärnten / F. Happ // Carinthia II. – 1994. – Bd. 184/104. – S. 123–129.

151. Juszzyk, W. Płazy i gady krajowe / W. Juszzyk. – Warszawa: PWN, 1974. – 721 s.

152. Kärverno, S. The Dice Snake, *Natrix tessellata*: Biology, Distribution and Conservation of a Palaeartic Species / S. Kärverno, M. Carlsson, M. Tudor et al. // Mertensiella. – 2011. – N. 18. – P. 245–254.

153. Lauš, B. Colour abnormalities in *Coronella austriaca* (Laurenti, 1768) in Croatia / B. Lauš, I. Burić // Hyla. – 2012. – N 2. – P. 43–44.
154. Lenders, A.J.W. Partieel Albinisme bij een Gladde Slang (*Coronella austriaca* Laur.) / A.J.W. Lenders // Natuurhistorisch Maandblad. – 1989. – V. 78 (6). – P. 102–103.
155. Luiselli, L. Individual success in mating balls of the grass snake *Natrix natrix*: Size is important / L. Luiselli // J. Zool. – 1996. – V. 239, N. 4. – P. 731–740.
156. Luiselli, L. Comparison of female reproductive ecology in sympatric colubrid snakes (*Natrix natrix* and *Coronella austriaca*) from Eastern Italian Alps / L. Luiselli, M. Capula // Bull. Soc. Her. Fr. – 1996. – V. 78. – P. 19–28.
157. Luiselli, L. Reproductive output, costs of reproduction, and ecology of the smooth snake, *Coronella austriaca*, in the Eastern Italian Alps / L. Luiselli, M. Capula, R. Shine // Oecologia. – 1996. – V. 106. – P. 100–110.
158. Luiselli, L. Food habits, growth rates, and reproductive biology of grass Snakes, *Natrix natrix* (Colubridae) in the Italian Alps / L. Luiselli, M. Capula, R. Shine // J. Zool. – 1997. – V. 241, N. 2. – P. 371–380.
159. Luiselli, L. Individual reproductive success and clutch size of a population of the semi-aquatic snake *Natrix tessellata* from central Italy: are smaller males and larger females advantaged? / L. Luiselli, L. Rugiero // Rev. Écol. (Terre Vie). – 2005. – V. 60. – P. 77–81.
160. Madsen, T. Growth rates, maturation and sexual size dimorphism in a population of grass snakes, *Natrix natrix*, in southern Sweden / T. Madsen // Oikos. – 1983. – V. 40, № 2. – P. 227–282.
161. Mebert, K. Unique Albino of Dice snake (*Natrix tessellata*)? / K. Mebert, M. Henggeler // The Dice Snake, *Natrix tessellata*: Biology, Distribution and Conservation of a Palearctic Species / Mertensiella. – 2011. – N. 18. – P. 441.
162. Mikátová, B. Grass snake (*Natrix natrix*) / B. Mikátová, P. Kolman, M. Vlašín // Atlas of the distribution of reptiles in the Czech Republic. – Brno; Praha: AOPK ČR, 2001. – P. 225–229.

163. Olearius, A. Offt beehrte Beschreibung Der Newen Orientalischen Reise [Электронный ресурс] / A. Olearius. – Schleswig, 1647 – Режим доступа [http://www.deutschestextarchiv.de/book/view/olearius_reise_1647?p=9].

164. [Pallas, P.S.] Zoographia Rosso-Asiatica, sistens omnium animalium in extenso Imperio Rossico et adjacentibus maribus observatorum recensionem, domicilia, mores et descriptiones, anatomen atque icones plurimorum; auctore Petro Pallas, eq. aur. Academico Petropoliano / P.S. Pallas. – Tomus III. Animalia monocordia seu frigidi sanguinis Imperii Rosso-Asiatici. – Petropoli: in officina Caes. Academiae Scientiarum, [1814]. – [2]+428+135 p.

165. Pallas, P.S. P.S. Pallas D.A.D. Professors der Natur-Geschichte und ordentlichen Mitgliedes der Russisch-Kayserlichen Academie d. W. der freyen oeconomischen Gesellschaft in St. Petersburg, wie auch der Römisch-Kayserlichen Academie der Naturforscher und Königl. Engl. Societät; Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs / P.S. Pallas. – Erster Teil. – St. Petersburg: bey der Kayserlichen Academie der Wissenschaften, 1771. [12]+504 S.

166. Pernetto, A. Observations of two melanistic smooth snakes (*Coronella austriaca*) from Dorset, United Kingdom / A. Pernetto, C. Reading // Acta Herpetologica. – 2009. – V. 4 (1). – P. 109–112.

167. Perry, G. The reproduction of *Natrix tessellata* in Israel / G. Perry, R. Dmi'el // Herpetological Review. – 1988. – V. 19. – P. 56–57.

168. Pope, C.H. The Reptiles of China. Turtles, Crocodilians, Snakes, Lizards. Natural History of Central Asia / C.H. Pope. – V. X. – New York: The American Museum of Natural History, 1935. 604 p.+27 plates.

169. Reading, C.J. Age, growth and sex determination in a population of smooth snakes, in southern England / C.J. Reading // Amphibia-Reptilia. – 2004a. – V. 25. – P. 137–150.

170. Reading, C.J. The influence of body condition and prey availability on female breeding success in the smooth snake (*Coronella austriaca* Laurenti) / C.J. Reading // Journal of Zoology. – 2004b. – V. 264, Issue 1. – P. 61–67.

171. Reháč, I. *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) – užovka podplamatá / V. Baruš, O. Oliva, (eds.) // Fauna ČSFR, Plazi. Reptilia – 1992. – sv. 26. – 125–134.
172. Rivera, X. Anomalías pigmentarias en anfibios y reptiles / X. Rivera, O. Arribas, M. Ferran // Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia. – 2001. – № 15. P. 76–88
173. Shannon, F.A. The reptiles and amphibians of Korea / F.A. Shannon // Herpetologica. – 1956. – V. 12, N. 1. – P. 22–49.
174. Shivari, A. The reproductive cycle in the grass snake, *Natrix natrix* (Serpentes: Colubridae) in Iran / A. Shivari, V. Hojati, A. Faghiri // Russian Journal of Herpetology. – 2012. – V. 19, N. 3. – P. 217–220.
175. Strijbosch, H. Ökologie und Biologie der Schlingnatter, *Coronella austriaca* Laurenti, 1768 in den Niederlanden / H. Strijbosch, J. Gelder // Mertensiella. – 1993. – N. 3. – P. 39–58.
176. Trobisch, D. The Rearing of Dice snake: Part of a Concept for the Sustainable Conservation of Endangered, Isolated Dice Snake Populations in Western Germany / D. Trobisch, A. Gläßer-Trobisch // Mertensiella. – 2011. – N. 18. – P. 49–57.
177. Velenský, M. Ecology and Ethology of Dice Snakes (*Natrix tessellata*) in the City District Troja, Prague / M. Velenský, P. Velenský, K. Mebert // Mertensiella. – 2011. – N. 18. – P. 157–176.
178. Vsevolozsky, N. Sur un serpent à deux têtes vivant, lue à la rentrée de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou, par le VicePrésident de l'Académie Impériale medico- chirurgicale, section de Moscou, Nicolas de Vsevolozsky/ N. Vsevolozsky // Memoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. – 1812. – T. III. – P. 284–288.
179. Wall, F. A Prodromus of the Snakes hitherto recorded from China, Japan and the Loo Choo Islands; with some notes / F. Wall // Zoological Society of London. – 1903. – V. I. – P. 84–102.