

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Зоологический институт Российской академии наук

Научный доклад об основных результатах подготовленной научно-  
квалификационной работы (диссертации)

**ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ОСТЕОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ  
АЛЕТИНОФИДНЫХ ЗМЕЙ АЗИИ**

Снетков Павел Борисович

06.06.01 – Биологические науки

03.02.04 – Зоология

Научный руководитель

в.н.с., к.б.н. Орлов Николай Люцианович

ЗИН РАН

Санкт-Петербург 2022

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** Змеи – это одна из тех групп позвоночных животных, в которых исследования в области систематики идут очень интенсивно. За прошлые два десятилетия было проведено много филогенетических анализов, основанных преимущественно на молекулярных данных, результаты которых часто противоречат друг другу, много таксонов было выделено без морфологических диагнозов. В исследование включены три семейства: Xenopeltidae Bonaparte, 1845, Colubridae Oprel, 1811 и Viperidae Laurenti, 1768. Первое из этих семейств занимает достаточно базальное положение среди алетинофидных змей, что обуславливает его эволюционную важность. В семействе Colubridae род *Lycodon* Duméril, 1853 претерпел ревизию (Siler et al., 2013), в результате которой с ним был синонимизирован род «*Dinodon*». Представляет интерес выяснить, есть ли остеологические отличия между этими родами. Для семейства Viperidae разными авторами было проведено много основанных на молекулярных данных филогенетических анализов, систематика этой группы сейчас находится в очень активной стадии изучения. Поэтому остеологический филогенетический анализ, проведенный в рамках данного исследования, в настоящее время очень актуален и добавляет ценную информацию для решения филогенетических вопросов в этом семействе.

### Цели и задачи исследования

#### Цель:

Провести анализ остеологических данных для решения филогенетических вопросов в трех группах азиатских алетинофидных змей: Xenopeltidae, Colubridae и Viperidae.

#### Задачи:

- подготовить необходимый остеологический материал;

- сделать описание скелетных экземпляров представителей трех семейств азиатских змей Xenopeltidae, Colubridae и Viperidae. и сравнение со сравнительным остеологическим материалом и данными литературных источников;

- исследовать строение скелета представителей семейства Xenopeltidae и выявить диагностические признаки в строении скелета нового вида данного рода;

- выявить наличие или отсутствие диагностических признаков, отличающих род «*Dinodon*» от рода *Lycodon*;

- составить таксон-признаковую матрицу для азиатских гадюковых змей;

- провести по этой матрице филогенетический анализ;

- сравнить результаты филогенетического анализа с имеющимися в литературе молекулярными данными;

- для клад без остеологического диагноза выявить остеологические признаки.

### **Научная новизна работы**

В данном исследовании сделано описание ранее не исследованного остеологического материала, проведен новый филогенетический анализ для семейства Viperidae, получено филогенетическое дерево для этого семейства, проведено сравнение со сравнительным остеологическим материалом, с данными литературных источников и с данными молекулярных исследований. Сделаны филогенетические обобщения на основе полученной остеологической информации и сравнения с данными работ многих авторов.

### **Апробация работы**

По материалам диссертации опубликована статья: Snetkov P. B., Orlov N. L. Phylogenetic analysis of Old World viperid snakes (Serpentes, Viperidae)

based on skeletal morphology // Russian Journal of Herpetology. – 2017. – V. 24. – № 1. – P. 22–34.

Также опубликованы одни тезисы. Автор принял участие с материалами данной работы в 8 съезде герпетологического общества им. А. М. Никольского при РАН.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Весь использованный материал хранится в коллекции лаборатории Герпетологии Зоологического института РАН. Материал по новому виду рода *Xenopeltis* представлен 4 экземплярами. Из двух был выделен скелет, два исследовались с применением рентгена. Сравнительный материал представлен экземплярами из коллекции лаборатории Герпетологии Зоологического института РАН. Для рода *Lycodon* использовано 9 экземпляров, для семейства Viperidae использовался 61 экземпляр. Для всех данных таксонов использовались также данные литературных источников. Матрица по гадюковым змеям включает 39 признаков, признаки 1, 3, 9, 12, 14, 16 и 20 взяты из статьи Guo et al., 2010. Для проведения филогенетического анализа использовалась программа NONA v. 2.0 (Goloboff, 1999) с интерфейсом Winclada 1.00.08 (Nixon, 1999). Признак 8 взвешен, ему присвоено значение 3. Консенсусное дерево (Рис. 1) было получено из 460 деревьев с применением Majority Rule.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведено подробное описание скелета нового вида рода *Xenopeltis*, составлен диагноз этого вида. Его отличие от известных видов рода *Xenopeltis* подтвердилось несколькими скелетными признаками.

Для экземпляров 7 видов рода *Lycodon* проведено описание черепов. Отличий рода «*Dinodon*» от рода *Lycodon* не выявлено. Была составлена таксон-признаковая матрица с 10 признаками.

В результате филогенетического анализа гадюковых змей было получено филогенетическое дерево (Рис. 1).

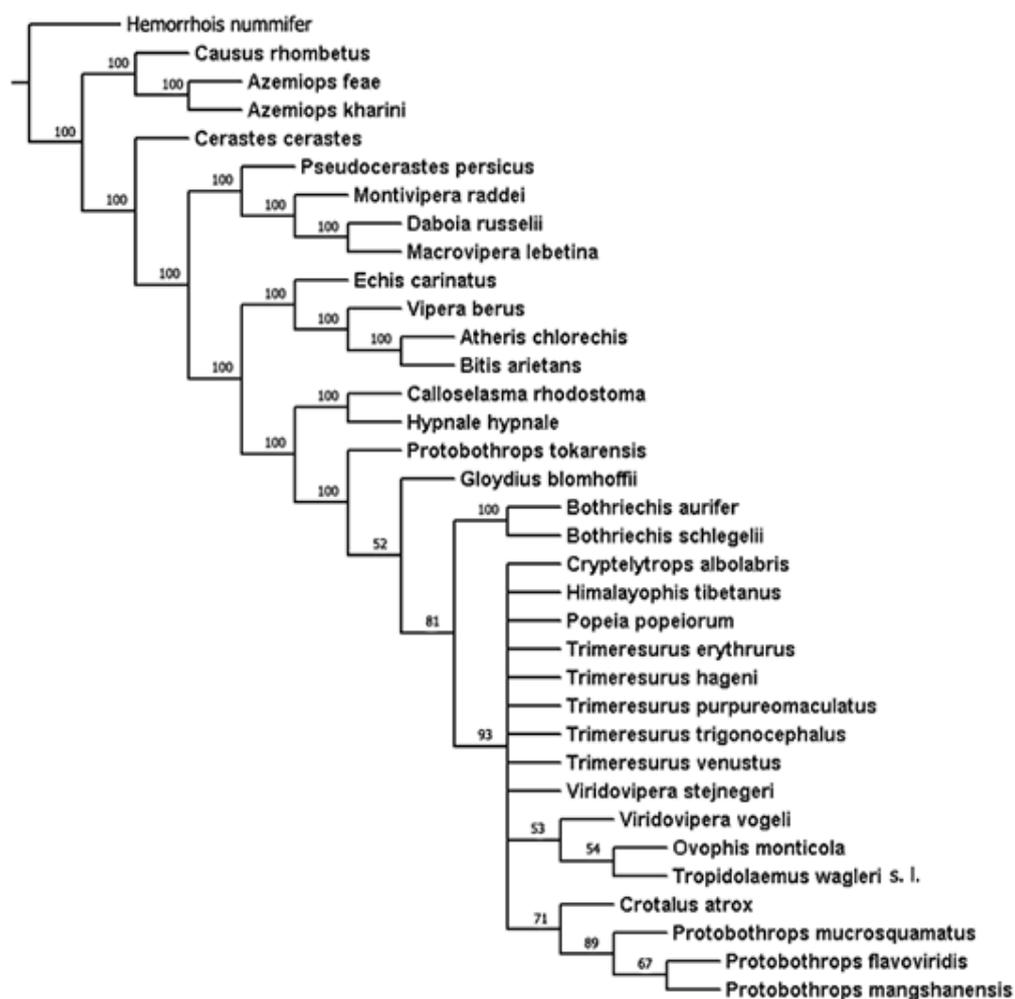


Рис. 1. Majority Rule консенсусное дерево, полученное в результате филогенетического анализа ( $L = 185$ ;  $Ci = 24$ ;  $Ri = 56$ , консенсусное дерево из 460 деревьев). Числа на разветвлениях означают долю деревьев, содержащих данную кладу.

Наиболее базальное положение в результате анализа заняли роды *Causus* и *Azemiops*, и оба эти рода выделялись рядом авторов в отдельные подсемейства. Вопрос о выделении этих змей в отдельные подсемейства остается открытым, и интересно сравнить результаты данного анализа с исследованиями других авторов. Хорошо заметным плезиоморфным признаком, объединяющим эти два рода, является то, что предлобные кости прилегают не к переднему краю лобных, как у настоящих виперин, а сбоку. Другой примитивный признак также связан с

предлобными костями и заключается в том, что расширение вентролатеральной части предлобной кости направлено не вперед. Данный признак встречается также у одного рода, вне сомнений относящегося к подсемейству *Viperinae* – у рода *Cerastes*, но в результате данного филогенетического анализа этот род занял самое примитивное положение в подсемействе. У вида *Azemiops kharini* и у *Causus* к плезиоморфным признакам можно добавить очень низкий медиальный отросток сочленованной кости. У *Azemiops feae* данный отросток развит хорошо. На полученном дереве *Causus* и *Azemiops* объединены в одну кладу, но указанные выше признаки плезиоморфные, все остальные признаки, объединяющие эти роды в анализе, обычны и в других кладах. Единственный из этих признаков, который редок для виверид – это плоская дорсальная поверхность лобных костей, но и этот признак встречается в других группах гадюковых. Таким образом объединение родов *Causus* и *Azemiops* в анализе явно говорит только о их примитивности относительно остальных гадюковых, а не о близости между собой.

Выделение рода *Azemiops* в отдельное подсемейство подтверждается молекулярными данными (Wüster et al, 2008; Pyron et al., 2011; Alencar et al., 2016). Род *Causus* во многих современных работах оказывается расположен внутри подсемейства *Viperinae* (Wüster et al, 2008; Pyron et al., 2011; Alencar et al., 2016), а не отдельным подсемейством, что не соответствует результатам филогенетического анализа, проведенного в данной работе. Но в статье J. Smid и K. Tolley 2019 года, основанной как на молекулярных, так и на палеонтологических данных, род *Causus* занимает базальное положение отдельно от всех традиционно относимых к виверинам родов, что соответствует результатам остеологического филогенетического анализа. В целом валидность подсемейства *Azemiopinae*, содержащего род *Azemiops*, выглядит достаточно надежно

подтвержденной, как молекулярно, так и морфологически. Что касается выделения в отдельное подсемейство рода *Causus*, этот вопрос остается открытым, остеологические признаки, как и ряд других морфологических, свидетельствуют в пользу этого отделения, но это оказывается в конфликте с молекулярными данными.

Два вида рода *Azemiops* объединены наличием хоанального отростка на небных костях. Из включенных в анализ видов этот признак встречается также только у ямкоголовой змеи *Calloselasma rhodostoma*. Вид *Azemiops kharini* сравнительно мало изучен, и описание его скелетной морфологии дается впервые. Дополнения к диагнозу *A. kharini*: *A. kharini* отличается от *A. feae* формой основной клиновидной и основной затылочной костей. Основная клиновидная кость у *A. kharini* имеет ту же форму, что передняя часть этой кости у *A. feae*, но у *A. kharini* отсутствует расширенная задняя часть этой кости, кость короче. На основной затылочной кости у *A. kharini* нет бугорков в передне-вентральной части, в то время как у *A. feae* там есть два бугорка. Медиальный отросток сочленовной кости нижней челюсти у *A. kharini* развит слабее, чем у *A. feae*.

Для представителей подсемейства *Viperinae* (не включая род *Causus*) характерно приращение предлобных костей к переднему краю лобных, причем это сочленение длинное, контакт между костями приближается к средней линии черепа. Кроме того предлобные кости у виперин имеют сложную пространственную форму, а не являются простыми пластинками, как у ямкоголовых. Самое примитивное положение среди виперин по результатам анализа занял род *Cerastes*. От остальных, в соответствии с результатами анализа более эволюционно продвинутых виперин этот род отличается направлением назад, а не вперед, вентролатеральная часть предлобной кости. У виперин, занявших в соответствии с анализом более продвинутое положение, предлобная кость имеет очень характерную форму с этим отделом кости направленным вперед.

В статье В. Fathinia с соавторами (2018) был проведен филогенетический анализ по митохондриальным и ядерному генам для шести родов виперин: *Bitis*, *Eristicophis*, *Macrovipera*, *Montivipera*, *Pseudocerastes* и *Vipera*. Конфигурация всех родов, кроме рода *Bitis*, на этом дереве соответствует конфигурации эволюционного дерева, полученного при остеологическом филогенетическом анализе в данном диссертационном исследовании.

Род *Eristicophis* на дереве В. Fatninia с соавторами (2018) занял сестринское положение по отношению к роду *Pseudocerastes*. Эти авторы также дают оценку возрастов расхождения эволюционных ветвей. По их данным, клада, содержащая роды *Macrovipera* и *Montivipera*, отделилась от клады, объединяющей роды *Pseudocerastes* и *Eristicophis*, 22,7 миллиона лет назад (миоцен). *Eristicophis* же отделился от рода *Pseudocerastes* примерно 16,5 миллионов лет назад (миоцен).

Роды *Macrovipera* и *Montivipera* часто оказываются в результате различных филогенетических анализов сестринскими (Wüster et al., 2008; Alencar et al., 2016; Smid and Tolley, 2019). На полученном в результате остеологического анализа дереве они также попали в одну кладу и расположены очень близко друг к другу. Объединение этих двух родов с родом *Daboia*, как на полученном основанном на остеологии дереве, является дискуссионным, но также присутствует в палеонтологической литературе (Smid and Tolley, 2019). Эти три объединенных рода называют в палеонтологической литературе «восточные гадюки» (Smid and Tolley, 2019). На дереве, построенном А. Barlow с соавторами (2019) по молекулярным данным, где несколько родов виперин были выбраны в качестве аутгруппы, род *Daboia* оказался рядом с родом *Montivipera*, род *Macrovipera* в это исследование не был включен. С большой долей уверенности на основании ряда анализов можно сказать, что роды *Macrovipera* и *Montivipera* являются близкородственными.

Объединение в одну кладу родов *Bitis* и *Atheris* подтверждается результатами нескольких молекулярных исследований (Wüster et al, 2008; Pyron et al., 2011; Smid and Tolley, 2019). Эти роды характеризуются широкой теменной костью, ширина которой больше, чем длина. Клада, объединяющая помимо этих родов роды *Echis* и *Vipera*, характеризуется раздвоенной височной костью, что не является уникальным признаком этой группы. Учитывая результаты остеологического филогенетического анализа и молекулярные данные, сестринские филогенетические отношения африканских родов *Bitis* и *Atheris* можно считать надежно установленными.

Род *Bitis* с точки зрения скелетной морфологии очень необычен и своеобразен. Только для этого рода из включенных в анализ характерна трапециевидная форма теменной кости, длинные латеральные отростки в передней части основной клиновидной кости и очень крупные заднелобные кости в форме широких пластин. Вентролатеральный отросток на наружной крыловидной кости характерен кроме рода *Bitis* из включенных в анализ змей только для рода *Pseudocerastes*.

У ямкоголовых помимо ямки для терморцепторного органа на челюстной кости к апоморфиям можно отнести предлобные кости, имеющие форму простых пластинок.

По результатам филогенетического анализа оказались объединены в одну кладу роды *Calloselasma* и *Hypnale*. Это подтверждает результаты многих молекулярных анализов (Malhotra and Thorpe, 2004; Castoe and Parkinson, 2006; Wüster et al., 2008; Pyron et al., 2011; Alencar et al., 2016). Среди признаков в строении скелета, объединяющих эти роды, можно назвать отсутствие выроста на краю ямки на челюстной кости и направленные вертикально вниз гемапофизы на хвостовых позвонках. Помимо этих змей из ямкоголовых, включенных в анализ, вырост на краю ямки на максилле отсутствует только у рода *Gloydius* и у вида *Ovophis*

*monticola*. Принимая во внимание молекулярные данные, валидность клады, объединяющей эти два рода, не вызывает сомнений. S. A. Ali с соавторами (2013) провели сравнение ядов *Hypnale hypnale* и *Calloselasma rhodostoma*. Интерес к данной теме был вызван неэффективностью противоядий, действующих против укусов *C. rhodostoma*, при укусах *Hypnale hypnale* (Ali et al., 2013). Протеомический анализ показал различия в ядах, достаточно существенные для того, чтобы одно и то же противоядие не действовало на оба вида (Ali et al., 2013).

Далее на кладограмме расположился вид *Protobothrops tokarensis*, обитающий на островах Рюкю в Японии. Этот вид расположен на дереве отдельно и далеко от трех других включенных в анализ видов рода *Protobothrops*. Это не соответствует наиболее традиционной точке зрения, но стоит отметить, что систематика куфий в целом как в последние годы, так и ранее претерпевала очень много изменений. Хотя и некоторые молекулярные данные свидетельствуют в пользу отнесения этого вида к роду *Protobothrops* (Alencar et al., 2016).

После вида *Protobothrops tokarensis* на кладограмме расположен вид *Gloydius blomhoffii*. Раньше род *Gloydius* был объединен с родами *Agkistrodon*, *Calloselasma*, *Hypnale* и *Deinagkistrodon* в составе рода *Agkistrodon*. Результаты анализа подтверждают современную точку зрения, что данный род находится на эволюционном дереве отдельно. Отдельность рода *Gloydius* от американских змей, когда-то относимых к роду *Agkistrodon*, также подтверждается молекулярными данными (например, Castoe and Parkinson, 2006). Род *Gloydius* объединяет экологически и морфологически разнообразных змей, обитающих на территории многих регионов Азии, включая Китай, Японию, Корею, Россию и Непал (Xu et al., 2012).

К важным вопросам в эволюции ямкоголовых змей можно отнести происхождение американских ямкоголовых. По этому поводу существует

две точки зрения: что североамериканские и южноамериканские кроталины происходили от азиатских форм два раза независимо друг от друга, и вторая точка зрения – что у них общее происхождение. Общее происхождение подтверждается некоторыми молекулярными исследованиями (Parkinson, 1999; Parkinson et al., 2002; Malhotra and Thorpe, 2004), ранее эту гипотезу выдвинули F. Kraus с соавторами (1996). Но это противоречит большинству гипотез, основанных на морфологии (например, Gloyd and Conant, 1990; из более старых работ Brattstorm, 1964; Burger, 1971). В качестве сестринской группы для американских ямкоголовых среди ямкоголовых Старого Света по молекулярным данным назывались роды *Protobothrops*, *Ovophis*, *Trimeresurus*, *Gloydius* (Knight et al., 1992; Malhotra and Thorpe, 2004; Parkinson, 1999; Parkinson et al., 2002; Castoe and Parkinson, 2006).

Далее на кладограмме расположена политомия. Анализ показал, что входящие в нее виды характеризуются таким признаком как медиальный отросток сочленовной кости, доходящий вперед до отверстия на этой кости. Внутри политомии выделяются две клады. Первая, включающая виды *Viridovipera vogeli*, *Ovophis monticola* и *Tropidolaemus wagleri* s. l., поддержана слабо и характеризуется комбинацией не уникальных внутри этой политомии признаков, в том числе широкими лобными костями, у которых ширина больше, чем длина. Вторая клада включает три вида рода *Protobothrops*, объединенных отсутствием зубов на небных костях. Вид *Protobothrops mangshanensis* в результате анализа оказался в составе рода *Protobothrops*, что подтверждает результаты молекулярных анализов (Wüster et al., 2008; Guo et al., 2009a; Alencar et al., 2016; Shi et al., 2021).

Виды *Viridovipera stejnegeri* и *V. vogeli* не объединены на дереве в одну кладу, но поскольку вид *V. stejnegeri* оказался в результате анализа в политомии, это не исключает его отнесение к одной кладе с *V. vogeli*. Род *Viridovipera* включает зеленых древесных куфий и характеризуется

коротким массивным гемипенисом с относительно немногочисленными крупными базальными шипами (Guo et al., 2009b). Также большинство видов рода характеризуется схожей окраской: зеленой с белой латеральной линией на первом ряду спинных чешуй, часто также с красными боковыми линиями и заглазничными полосками (Guo et al., 2009b).

Ямкоголовые змеи рода *Protobothrops* входят в число наиболее распространенных ядовитых змей в большей части Восточной и Южной Азии (Guo et al., 2009a). В течение последних двух десятилетий изучение филогении этого рода продвинулось достаточно далеко. Во-первых, валидность данного рода была подтверждена рядом молекулярных и морфологических исследований (Kraus et al., 1996; Parkinson et al., 2002; Creer et al., 2006 и др.). Во-вторых, роды *Triceratolepidophis* с видом *T. sieversorum* и *Zhaoermia* с видом *Z. mangshanensis* были синонимизированы с родом *Protobothrops* (Guo et al., 2007). Для обоих этих родов это подтверждается и морфологическими признаками, например, типом гемипениса (Guo et al., 2007). Из скелетных признаков *Protobothrops mangshanensis* разделяет с другими видами рода *Protobothrops*, например, следующие: число зубов на небной кости меньше трех, узкий переднелатеральный отросток наружной крыловидной кости, треугольная форма теменной кости (Guo and Zhao, 2006; Guo et al., 2007). Кроме того, исследования яда *P. mangshanensis* и *P. sieversorum* (Mebs et al., 2004, 2006; Tsai et al., 2004) подтвердили, что во многих аспектах яд обеих этих змей напоминает яд других видов рода *Protobothrops*.

Таким образом, отнесение вида *Protobothrops mangshanensis* к роду *Protobothrops*, подтвержденное филогенетическим остеологическим анализом, надежно подтверждено и работами других авторов.

## Выводы

- Скелетные данные подтверждают, что вид *Xenopeltis intermedius* sp. nov. является новым ранее неизвестным видом рода *Xenopeltis*. В диагноз этого вида включены следующие скелетные признаки: череп имеет менее удлиненную форму, чем у *X. unicolor* и несколько более удлиненную, чем у *X. hainanensis*; латеральный отросток предлобной кости короткий; теменная кость имеет менее вытянутую форму, чем у *X. unicolor*; плоская пятиугольная площадка в передней части теменной кости занимает заметно меньше, чем половину дорсальной поверхности этой кости; от этой площадки назад отходит один гребень, у изученных экземпляров в задней части он раздваивается; сильно выступающие относительно поверхности основной клиновидной кости базиптеригоидные отростки отсутствуют; верхняя часть квадратной кости, расположенная над суставом с сочлененной костью, широкая и более вытянута назад, чем вперед; латеральный отросток на крыловидной кости в месте ее сочленения с наружной крыловидной костью отсутствует.

- Скелетных признаков, отличающих род «*Dinodon*» от рода *Lycodon* не выявлено, что свидетельствует в пользу точки зрения, что род «*Dinodon*» является младшим синонимом рода *Lycodon*, которая основана на данных существующих молекулярных исследований. Признак в характере озубления челюстной кости, ранее называвшийся отличающим эти два рода, не соответствует строению, наблюдаемому на имеющемся материале.

- Роды *Azemiops* и *Causus* в результате филогенетического анализа не попали в подсемейство Viperinae, а заняли более базальное положение. Филогенетическое положение рода *Azemiops* вне подсемейства Viperinae подтверждается результатами молекулярных исследований, проведенных некоторыми авторами в последние несколько лет. Плезиоморфиями родов *Azemiops* и *Causus* являются приращение предлобной кости не к

переднему, а к латеральному краю лобной кости, направленное назад а не вперед расширение вентралатеральной части предлобной кости и у вида *Azemiops kharini* и рода *Causus* очень низкий медиальный отросток сочленовной кости.

- По результатам филогенетического анализа конфигурация эволюционной ветви для родов *Macrovipera*, *Montivipera*, *Pseudocerastes* и *Vipera*, подтверждает данные имеющегося в литературе молекулярного анализа. Роды *Macrovipera* и *Montivipera* являются близкородственными.

- Роды *Bitis* и *Atheris* образуют одну кладу, что подтверждает данные некоторых молекулярных анализов. Роды *Calloselasma* и *Hypnale* образуют одну кладу, что подтверждает данные многих молекулярных анализов. В связи с этим родство этих двух родов не вызывает сомнений. Среди скелетных признаков, объединяющих эти два рода, можно выделить отсутствие выступа на краю ямки на челюстной кости и направленные вертикально вниз гемапофизы на хвостовых позвонках.

- Вид *Protobothrops mangshanensis* по результатам анализа родственен другим видам рода *Protobothrops*, что соответствует ранее известным молекулярным данным.

## Список работ по теме диссертации

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК:

Snetkov P. B., Orlov N. L. Phylogenetic analysis of Old World viperid snakes (Serpentes, Viperidae) based on skeletal morphology // Russian Journal of Herpetology. – 2017. – V. 24. – № 1. – P. 22–34.

Тезисы докладов на конференциях:

Снетков П. Б.. Новые данные по остеологии гадюковых змей (Viperidae Laurenti, 1768) / Современная герпетология. Проблемы и пути их решения. Санкт-Петербург, 2013. С. 141–143.

Снетков П. Б. Филогенетический анализ гадюковых змей (Viperidae Laurenti, 1768) Старого Света по скелетным признакам / Современная герпетология. Проблемы и пути их решения. Санкт-Петербург, 2019. С. 74.

Снетков П. Б. Филогенетический анализ гадюковых змей Старого Света по скелетным признакам / Вопросы герпетологии. Программа и тезисы докладов VIII съезда Герпетологического общества имени А. М. Никольского при РАН «Современные герпетологические исследования Евразии». Москва, 2021. С. 239–240.

## Список литературы

1. Alencar L. R. V., Quental T. B., Graziotin F. G., Alfaro M. L., Martins M., Venzon M., Zaher H. Diversification in vipers: Phylogenetic relationships, time of divergence and shifts in speciation rates // *Mol. Phylogen. Evol.* – 2016. – V. 105. – P. 50 – 62.
2. Ali S. A., Baumann K., Jackson T. N. W., Wood K., Mason S., Undheim E. A. B., Nouwens A., Koludarov I., Hendrikx I., Jones A., Fry B. G.), Proteomic comparison of *Hypnale hypnale* (hump-nosed pit-viper) and *Calloselasma rhodostoma* (malayan pit-viper) venoms // *Journal of Proteomics.* – 2013. –V. 91. – P. 338–343.
3. Barlow A., Wüster W., Kelly C. M. R., Branch W. R., Phelps T., Tolley K.. Ancient habitat shifts and organismal diversification are decoupled in the African viper genus *Bitis* (Serpentes: Viperidae) // *Journal of Biogeography.* – 2019. –V. 46 (4).
4. Brattstrom B.H. Evolution of pit vipers // *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.* – 1964. – V. 13. – P. 185–268.
5. Burger W.L. Genera of pitvipers. Ph.D. Dissertation. 1971. University of Kansas, Lawrence, KS.
6. Castoe T. A., Parkinson C. L. Bayesian mixed models and the phylogeny of pitvipers (Viperidae: Serpentes) // *Mol. Phylogen. Evol.* – 2006. – V. 39. – P. 91–110.
7. Creer S., Pook C. E., Malhotra A., and Thorpe R. S. Optimal intron analysis in the *Trimeresurus* radiation of Asian pitvipers // *Syst. Biol.* – 2006. – V. 55(1). – P. 57–72.
8. Fathinia B., Rastegar-Pouyani N., Rastegar-Pouyani E. Molecular phylogeny and historical biogeography of genera *Eristicophis* and *Pseudocerastes* (Ophidia Viperidae) // *Zoologica Scripta.* – 2018.

9. Gloyd, H.K., Conant, R., Snakes of the *Agkistrodon* complex: a monographic review. SSAR Contributions to Herpetology 6, Ithaca, NY. – 1990.
10. Goloboff P. NONA (No Name) Version 2. Published by the author, San Miguel de Tucumán, Argentina. 1999.
11. Guo P., Malhotra A., Li P. P., Pook C. E., and Creer S. New evidence on the phylogenetic position of the poorly known Asian pitviper *Protobothrops kaulbacki* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) with a redescription of the species and a revision of the genus *Protobothrops* // Herpetol. J. – 2007. – V. 17. – P. 237–246.
12. Guo P., Malhotra A., Li C., Creer S., Pook C., and Wen T. Systematics of the *Protobothrops jerdonii* complex (Serpentes, Viperidae, Crotalinae) inferred from morphometric data and molecular phylogeny // Herpetol. J. – 2009a. – V. 19. P. 85–96.
13. Guo P., Malhotra A., Thorpe R. S., Creer S., Pook C. E.. Comments on the systematic status of specimens belonging to the genus *Viridovipera* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) from Sichuan and Yunnan provinces of southwestern China, with a redescription of *V.yunnanensis* // Herpetol. Journal. – 2009b. – V. 19. – P. 151–162.
14. Guo P. and Zhao E.-M. Comparison of skull morphology in nine Asian pit vipers (Serpentes: Crotalinae) // Herpetol. J. – 2006. – V. 16. P. 305–313.
15. Knight A., Densmore L.D., Rael E. D. Molecular systematics of the *Agkistrodon* complex. In: Campbell, J.A., Brodie, Jr, E.D. (Eds.), Biology of the Pitvipers. Selva, Tyler, TX, 1992. P. 49–70.
16. Kraus F., Mink D.G., Brown W. M. Crotaline intergeneric relationships based on mitochondrial DNA sequence data // Copeia. – 1996. – P. 763–773.
17. Malhotra A., Thorpe R. S. A phylogeny of four mitochondrial gene regions suggests a revised taxonomy for Asian pit vipers (*Trimeresurus* and *Ovophis*) // Mol. Phylogen. Evol. – 2004. – V. 32. – P. 83–100.

18. Mebs D., Kuch U., Herrmann H. W., Ziegler T. Biochemical and biological activities of the venom of a new species of pitviper from Vietnam, *Triceratolepidophis sieversorum* // *Toxicon*. – 2004. – V. 41. P. 139–143.
19. Mebs, D., Kuch, U., Coronas F. I. V., Batista C. V. F., Gumprecht A., Possani L. D. Biochemical and biological activities of the venom of the Chinese pitviper *Zhaoermia mangshanensis*, with the complete amino acid sequence and phylogenetic analysis of a novel Arg49 phospholipase A2 myotoxin // *Toxicon*. – 2006. – V. 47. – P. 797–811.
20. Nixon K. C. WinClada Version 1.0000. Published by the author, Ithaca, New York. 1999.
21. Parkinson C. L. Molecular systematics and biogeographical history of pitvipers as determined by mitochondrial ribosomal DNA sequences // *Copeia*. – 1999. – P. 576–586.
22. Parkinson C. L., Campbell J. A., Chippindale P. T. Multigene phylogenetic analysis of pitvipers, with comments on the biogeography of the group. In *Biology of the Vipers*, 2002. P. 93–110.
23. Pyron R. A., Burbrink F. T., Colli J. R., Montes de Oca A. N., Vitt L. J., Kuczynski C. A., Wiens J. J. The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees // *Mol. Phylogen. Evol.* – 2011. – V. 58. – P. 329–342.
24. Shi J. S., Liu J. C., Giri R., Owens J. B., Santra V., Kuttalam S., Selvan M., Guo K. J., Malhotra A. Molecular phylogenetic analysis of the genus *Gloydus* (Squamata, Viperidae, Crotalinae), with description of two new alpine species from Qinghai-Tibet plateau, China // *Zookeys*. – 2021. – V. 1061. – P. 87–108.
25. Siler D. C., Oliveros C. H., Santanen A., Brown R. M. Multilocus phylogeny reveals unexpected diversification patterns in Asian wolf snakes (genus *Lycodon*) // *Zoologica Scripta*. – 2013.

26. Smid J., Tolley K. A. Calibrating the tree of vipers under the fossilized birth-death model // *Scientific Reports*. – 2019.
27. Tsai I. H., Chen Y. H., Wang Y. M. Comparative proteomics and subtyping of venom phospholipases A2 and disintegrins of *Protobothrops* pit vipers // *Biochimica et Biophysica Acta*. – 2004. – V. 1702. – P. 111–119.
28. Wüster W., Peppin L., Pook C. E., Walker D. E. Nesting of vipers: phylogeny and historical biogeography of the Viperidae (Squamata: Serpentes) // *Mol. Phylogen. Evol.* – 2008. – V. 49. – P. 445–459.
29. Xu Y., Liu Q., Myers E. A., Wang L., Huang S., He Y., Peng P., Guo P. Molecular phylogeny of the genus *Gloydus* (Serpentes: Crotalinae) // *Asian Herpetol. Research*. – 2012. – V. 3(2). – P. 127–132.