

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВНЕШНЕЙ МОРФОЛОГИИ
ВОСТОЧНОЙ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ – *VIPERA (PELIAS) RENARDI*
НА СЕВЕРО-ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ**

С.В. Островских

*Кубанский государственный университет
Россия, 350040, Краснодар, Ставропольская, 149
E-mail: ostrovskih@mail.ru*

Среди 6 видов крупнощитковых гадюк Северо-Западного Кавказа степная гадюка, представленная номинативным подвидом (*Vipera renardi renardi*), является самым широко распространенным и многочисленным. Одна из характерных особенностей популяций гадюки с территории Краснодарского края и Республики Адыгея – высокий процент меланистических особей (Островских, 1996; Ostrovskikh, 1997). Меланизм у гадюк *ursinii*-комплекса ранее считался крайне редким явлением, однако наши данные и недавние сообщения (Бакиев и др., 2004) указывают на его обычность в ряде локалитетов. Анализ признаков внешней морфологии степной гадюки в регионе позволил выявить ряд особенностей, по сравнению с таковыми в других частях видового ареала.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Признаки внешней морфологии исследованы у 550 половозрелых особей. Выбор исключительно половозрелых животных обусловлен наличием возрастной изменчивости по ряду пропорций тела и присутствием у значительной части змей младших возрастных групп аберрантных вариантов чешуйчатого покрова. У половозрелых особей частота встречаемости таких аберраций значительно ниже, а некоторые из них вообще не встречаются.

При изучении признаков внешней морфологии мы использовали схему В.И. Ведмедери (Щербак, 1989), дополнив ее рядом признаков: количество лорзальных чешуй; количество мелких чешуй, прилегающих к задним и боковым краям теменных щитков; отношение ширины головы на уровне центров глаз к расстоянию между внутренними краями надглазничных щитков; отношение длины надглазничного щитка к его ширине; количество межкантальных чешуй.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Размеры и масса. Самки степной гадюки достигают более крупных максимальных размеров по сравнению с самцами. Среди 275 половозрелых самцов только 7 особей (2.6%) имели длину туловища от 500 до 550 мм, и лишь у 2 особей (0.7%), этот показатель достигал значения 555 – 560 мм. Наиболее крупный самец (*L.* – 560, *L. cd.* – 75, *L.+L. cd.* – 626 мм) отловлен в окрестностях пос. Молькино (Краснодарский край, Горячеключевской р-н) 12.05.1992 г. Среди 275 самок змей с длиной туловища 500 – 550 мм составляли 20.0%, а 8.3% особей выходили за границы этой размерной группы. Максимальные размеры (670, 65, 735 мм) были от-

мечены у самки, отловленной на восточном берегу Шапсугского водохранилища (Республика Адыгея, Тахтамукайский р-н) 21.04.2002 г. Следует отметить, что более 95% змей с длиной туловища, превышающей 600 мм, встречены именно в данном местообитании. В 2004 – 2005 гг. здесь найдено еще 3 особи с длиной туловища 658; 663 и 670 мм.

Средняя длина туловища и общая длина тела половозрелых самок превышают таковые самцов, но самцы имеют более длинный хвост (табл. 1). Во всех размерных классах максимальные и средние показатели массы тела самок превышают та-

Таблица 1

Размеры половозрелых особей степной гадюки, мм

Признак	♂♂ (n=275)	♀♀ (n=275)	T_{st}
	M±m / min-max	M±m / min-max	
<i>L.</i>	426.4±3.07 / 328 – 560	466.7±3.76 / 340 – 670	8.3
<i>L. cd.</i>	58.2±0.38 / 40 – 75	45.0±0.38 / 30 – 68	23.2
<i>L.+L. cd.</i>	484.1±3.36 / 377 – 626	511.7±4.12 / 371 – 735	5.2

Таблица 2

Масса тела половозрелых степных гадюк по размерным классам (*L.+L.cd.*)

Размерный класс, мм	n	Длина тела	Масса
		M±m, мм	M±m / min-max, г
♂♂			
351 – 400	10	386.2±1.95	23.9±0.98 / 19.4 – 29.0
401 – 450	80	429.7±0.14	28.9±0.60 / 19.6 – 50.6
451 – 500	79	471.5±0.28	36.4±0.51 / 24.1 – 60.0
501 – 550	66	523.4±0.32	49.6±1.84 / 35.4 – 88.5
551 – 600	33	573.1±1.03	64.4±1.60 / 46.0 – 97.0
601 – 650	7	614.3±3.26	94.2±6.83 / 75.5 – 117.5
♀♀			
351 – 400	8	384.6±2.73	24.3±1.61 / 16.8 – 30.2
401 – 450	47	426.5±0.19	31.9±0.89 / 21.7 – 50.5
451 – 500	74	477.5±0.21	45.9±1.14 / 26.8 – 68.5
501 – 550	69	528.9±0.29	63.2±7.48 / 37.8 – 76.9
551 – 600	51	574.9±0.20	78.6±2.29 / 49.6 – 109.9
601 – 650	17	622.9±0.29	101.6±5.01 / 67.2 – 136.0
651 – 700	8	667.8±3.97	123.3±5.54 / 102.2 – 149.0

ковые самцов (табл. 2). Однако достоверные различия массы между самцами и самками одноразмерных классов (как по длине туловища, так и по общей длине) отсутствуют. Сравнение коэффициента упитанности (m/L^3) самцов (0.00035 – 0.00083 г/см³) и самок (0.00033 – 0.00104 г/см³) также не выявило достоверных отличий.

Имеются сообщения (Capulla, Luiselli, 1994), что меланистические экземпляры *Vipera berus* вырастают крупнее особей с нормальной криптической окраской тела. Сравнение меланистических и криптических особей степной гадюки из смешанной группировки не выявило различий размеров и массы между этими цветовыми морфами ($T_{st} = 0.01 – 1.27$; $p > 0.05$), наиболее крупные самцы и самки имели криптическую окраску.

Кроме того, гадюки наибольших размеров отмечены в популяции, где меланизм не проявлялся.

Максимальные размеры гадюк с территории Северо-Западного Кавказа превышают таковые особей вида с территории Поволжья – 635 мм (Завьялов и др., 2001), Предкавказья – 600 мм (Тертышников, 2002), юга Украины – 640 мм (Кармышев, 2001). Вероятно, лишь гадюки с украинского о. Орлов в Черном море (Котенко, 1981) и особи подвида *V. r. bashkirovi* (Бакиев и др., 2004) достигают сходных размеров.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВНЕШНЕЙ МОРФОЛОГИИ ВОСТОЧНОЙ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ

Фолидоз. Комплексное исследование фолидоза степной гадюки проведено на 120 половозрелых особях (табл. 3). Наиболее часто у представителей обоих полов встречается по 141 – 146 брюшных щитков (68.0% особей). Для самцов наиболее характерно 34 – 35, для самок – 26 – 27 пар подхвостовых щитков. Ребрышки на первом боковом ряду чешуй отсутствуют у 68.6% и выражены у 31.4% особей. У 22.0% гадюк теменные щитки разделены на несколько мелких. Лобный щиток фрагментирован у 1.5% змей. Крайне редко (у 0.8% особей) расчленен ростральный щиток. Между глазом и верхнегубными щитками обычно 1 полный ряд чешуй и иногда 2 (у 3.3%), причем дополнительный ряд отмечен только с одной стороны головы. У 23.0% особей предглазничный щиток касается носового.

Наиболее значительно варьирует количество межканталых щитков.

Фолидоз этой области головы может быть представлен либо только двумя относительно крупными щитками или группой более мелких щитков (3 – 8), но преобладают варианты с 3 – 5 щитками. С количеством межканталых щитков связаны такие признаки, как количество щитков между лобным и апикальным и количество щитков, контактирующих с лобным. Эти характеристики также проявляют значительную вариабельность.

Заметно варьирует количество основных щитков между лобным и надглазничными щитками. Их количество колеблется от 1 до 4 с каждой стороны лобного щитка и они в тех или иных комбинациях имеются у всех особей. Выявлено 24 комбинации сочетания щитков с правой и левой стороны головы (табл. 4). На долю симметричных комбинаций приходится 62.1%, асимметричных – 37.9% случаев. Некоторые асимметричные варианты расположения щитков (4, 6, 10, 13, 18) имеют зеркальные отражения.

Комбинации 5 – 10 встречались редко, а остальные – крайне редко. Варианты 17 – 24 являются уникальными и известны нам лишь по единичным находкам. Комбинации, где хотя бы с одной стороны лобного имеется 4 щитка, отмечены у 2.6% особей.

Таблица 3
Характеристика фолидоза степной гадюки
Северо-Западного Кавказа (♂♂+♀♀, n = 120)

Щитки	M±m / min – max	CV %
Брюшные	143.4±0.28 / 137 – 151	2.1
Подхвостовые	30.0±0.41 / 22 – 37	15.0
Вокруг середины туловища	21.0±0.05 / 19 – 23	2.5
Вокруг задней части туловища	16.8±0.07 / 15 – 20	4.2
Верхнегубные*	17.8±0.09 / 13 – 20	5.4
Вокруг глаза*	18.3±0.14 / 15 – 23	8.1
Между глазом и верхнегубными*	2.0±0.02 / 2 – 4	11.8
Между апикальным и лобным	2.2±0.05 / 1 – 4	22.9
По краю морды (вкл. апикальные)	5.0±0.03 / 3 – 6	5.4
Касающиеся переднего края лобного	2.5±0.03 / 1 – 4	23.0
Нижнегубные*	20.1±0.12 / 18 – 23	6.4
Нижнегубные, касающ. 1-го нижне-челюстного*	7.8±0.05 / 6 – 9	6.9
Горловые*	7.1±0.11 / 4 – 11	17.8
Межканталые	4.6±0.14 / 2 – 8	33.4
Между лобным и надглазничным*	4.8±0.12 / 2 – 8	27.7
Вокруг теменных	11.1±0.16 / 7 – 17	15.8
Лореальные*	9.5±0.16 / 6 – 13	18.1
Апикальные	1.0±0.02 / 1 – 2	19.2

Примечание. *- левые + правые.

В тех случаях, когда 1 или 2 щитка отсутствуют (комбинации 7, 9, 12, 15, 17, 19, 23, 24), переднебоковые края лобного щитка контактируют с внутренними краями надглазничных. Подобные варианты довольно редки и отмечены лишь у 5.7 % особей.

Таблица 4
Расположение основных щитков (лев. / прав.)
между лобным и надглазничными щитками

№	Комбинация щитков	Частота встречаемости, %
1	1,2,3 / 1,2,3*	34.8
2	1,2+3 / 1,2+3*	18.4
3	1,2,3 / 1,2+3	14.0
4	1+2,3 / 1,2,3 (1,2,3 / 1+2,3)	12.2 (1.8)
5	1+2+3 / 1+2+3*	3.1
6	1+2+3 / 1,2,3 (1,2,3 / 1+2+3)	1.8 (1.3)
7	- 2,3 / - 2,3*	1.8
8	1+2,3 / 1+2,3*	1.3
9	- 2+3 / - 2+3*	1.3
10	1,2+3 / 1+2+3 (1+2+3 / 1,2+3)	1.0 (0.8)
11	1,2,3, 4 / 1,2,3	0.8
12	- 2+3 / 1,2,3	0.5
13	1,2+3 / 1+2,3 (1+2,3 / 1,2+3)	0.5 (0.5)
14	1,2,3,4 / 1,2+3+4	0.5
15	- 2,3 / - 2,3*	0.5
16	1,2,3,4 / 1,2,3,4*	0.5
17	1, - 3,4 / 1, - 3,4*	0.3
18	- 2+3 / 1,2+3 (1,2+3 / - 2+3)	0.3 (0.3)

Примечание. 1 – 4 – номера щитков; - - щиток отсутствует; + - слияние щитков; * - симметричные комбинации.

носительную нестабильность фолидоза данного участка головы гадюк. Количество и характер расположения основных и добавочных щитков между лобным и надглазничными щитками в сочетании с рядом некоторых других количественных характеристик фолидоза головы удобно использовать для индивидуальной идентификации особей.

Количество брюшных щитков варьирует в меньших пределах по сравнению с популяциями юга Украины – 128 – 152 (Кармышев, 2001) и центрального Предкавказья – 123 – 159 (Тертышников, 2002) и в больших пределах по сравнению с калмыцкими – 138 – 150 (Ждокова, 2003) и некоторыми нижневолжскими, а также крымскими популяциями вида – 139 – 149 и 135 – 147 (Кармышев, Табачишин, 2003). Средние значения количества брюшных и подхвостовых щитков у самцов и самок гадюки с территории Северо-Западного Кавказа и змей большинства сравниваемых популяций имеют достоверные различия.

Половой диморфизм. Визуально половозрелые особи степной гадюки разных полов отличаются по ряду признаков. Прежде всего, заметна разница в интенсивности и контрастности окраски. Самцы в большинстве случаев окрашены более контрастно, а самки чаще имеют менее насыщенные оттенки. Однако в случае меланистической окраски, различия практически отсутствуют. Кроме того, около

У некоторых змей, кроме основных щитков, в данной области головы имеются относительно мелкие щитки, которые отсутствуют у большинства особей и не являются обязательным компонентом фолидоза. Эти щитки, названные нами добавочными, присутствуют в различных сочетаниях у 32.5% особей, а их количество варьирует от 1 до 2 с одной или обеих сторон лобного щитка. В отличие от основных щитков, в данном случае асимметричные комбинации (552%) несколько преобладают над симметричными.

Сильное варьирование количества основных щитков и большое разнообразие вариантов их расположения, а также наличие или отсутствие добавочных щитков указывает на от-

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВНЕШНЕЙ МОРФОЛОГИИ ВОСТОЧНОЙ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ

10% криптических особей каждого пола имеют окраску, свойственную представителям противоположного пола.

Самки достигают более крупных размеров, имеют относительно тонкий и короткий хвост, а также относительно короткую и широкую голову. Голова самок более массивная, а форма ее близка к равностороннему треугольнику. Самцы имеют более узкую и удлинненную голову, очертания которой вписываются в равнобедренный треугольник.

Хвост самцов и самок различается по форме и длине. У самок хвост короткий, и его диаметр резко сужается от начала к концу. У самцов хвост имеет морковкообразную форму и сохраняет одинаковый диаметр до половины своей длины и лишь затем сужается. Анализ параметров фолидоза и размерных характеристик половозрелых змей показал различия по ряду признаков (Островских, 1999, 2001).

Достоверные половые различия выявлены для 8 из 17 характеристик фолидоза

(табл. 5). Наиболее сильно различаются особи по количеству пар подхвостовых щитков, которое выше у самцов. Увеличение числа подхвостовых щитков у самцов отражает общее увеличение у них длины хвоста. Для самцов характерно увеличение общего числа нижнегубных щитков и числа нижнегубных щитков, касающихся 1-го нижнечелюстного. Количество щитков вокруг теменных также больше у самцов. Число брюшных, лореальных, межкантальных щитков и щитков, касающихся передне-

Таблица 5
Половой диморфизм фолидоза степной гадюки

Щитки	M±m / min-max		T _{st}
	♂♂, n = 60	♀♀, n = 60	
Брюшные	142.8±0.40 137 – 151	144.0±0.36 137 – 151	2.3
Подхвостовые	34.02±0.27 27 – 37	26.0 ±0.26 22 – 30	21.1
Касающиеся переднего края лобного	2.4±0.07 1 – 4	2.6±0.08 1 – 4	2.2
Нижнегубные	20.4±0.15 18 – 23	19.8±0.17 18-23	2.3
Нижнегубные касающиеся 1-й пары нижнечелюстных	8.0±0.04 7 – 9	7.7±0.09 6 – 8	2.4
Межкантальные	4.0±0.19 2 – 8	5.1±0.19 2 – 8	4.2
Вокруг теменных	11.8±0.19 9 – 17	10.3±0.22 7 – 13	5.3
Лореальные	9.0±0.20 6 – 13	10.1±0.21 6 – 13	3.9

го края лобного, достоверно больше у самок. Различия в количестве щитков, полукругом окружающих заднюю часть теменных, связаны со слиянием части щитков данной группы между собой в различных сочетаниях. Такие слияния чаще наблюдаются у самок, что и обеспечивает половые различия данного признака. Фрагментация щитков лореальной области и межкантальных щитков более выражена у самок, что приводит к увеличению количества этих элементов фолидоза у представителей данного пола.

Количество спинных чешуй вокруг середины туловища более постоянно у самцов (21 – 22) и довольно изменчиво у самок (19 – 23). Подобная картина наблюдается и в отношении количества рядов спинных чешуй на уровне 5-го брюшного щитка (от анального) – 16 – 18 и 15 – 20 соответственно. Особи с более или менее выраженными ребрышками на первом ряду боковых чешуй преобладают среди самцов (T_{st} = 2.8; p < 0.01), а с фрагментированными теменными щитками – среди самок (T_{st} = 4.0; p < 0.001).

Сравнение 20 метрических индексов выявило достоверные половые различия по 10 из них (табл. 6). Половой диморфизм четко выражен в относительной длине хвоста, головы и ряде размерных характеристик головы и ее элементов. Самки имеют относительно более короткий пилеус. Это следует из отношения длины головы к длине пилеуса. Показатель отношения длины головы к длине туловища больше у самок, т.е. голова самок относительно короче, чем у самцов. Достоверность различий данного признака между самцами и самками подтверждает наш тезис о «длинноголовости» самцов. Относительная длина морды также больше у самцов, что следует из отношения горизонтального диаметра глаза к расстоянию от переднего края глаза до заднего края ноздри и до шва между межчелюстным и носомежчелюстным щитками. Удлинение этой части головы вносит свой вклад в общее увеличение длины головы самцов.

Таблица 6

Половой диморфизм метрических индексов степной гадюки

Признак	M±m / min – max		T _{st}
	♂♂, n = 60	♀♀, n = 60	
Длина туловища / длина хвоста	<u>7.33±0.08</u> 5.97 – 8.97	<u>10.16±0.12</u> 8.25 – 13.5	19.4
Длина головы / длина пилеуса	<u>1.33±0.02</u> 0.96 – 1.94	<u>1.50±0.03</u> 1.17 – 2.14	4.5
Длина головы / наибольшая ширина головы	<u>1.35±0.02</u> 1.02 – 1.70	<u>1.23±0.02</u> 1.03 – 1.56	4.7
Горизонтальный диаметр глаза / расстояние от переднего края глаза до заднего края ноздри	<u>1.14±0.02</u> 0.70 – 1.50	<u>1.08±0.02</u> 0.59 – 1.42	2.4
Горизонтальный диаметр глаза / расстояние от переднего края глаза до шва между носовым и носомежчелюстным щитками	<u>0.69±0.02</u> 0.42 – 1.17	<u>0.64±0.01</u> 0.47 – 0.49	2.6
Горизонтальный диаметр глаза / расстояние от переднего края глаза до шва между носовым и носомежчелюстным щитками	<u>0.93±0.02</u> 0.65 – 1.30	<u>0.83±0.02</u> 0.58 – 1.10	4.3
Вертикальный диаметр глаза / расстояние от нижнего края глаза до края рта	<u>0.69±0.02</u> 0.49 – 1.28	<u>0.74±0.02</u> 0.49 – 1.79	2.0
Ширина лобного щитка / ширина 2-х теменных	<u>1.97±0.03</u> 1.50 – 2.60	<u>1.85±0.03</u> 1.16 – 2.71	2.6
Ширина головы на уровне центров глаз / расстояние между внутренними краями надглазничных щитков	<u>1.86±0.03</u> 1.39 – 3.06	<u>1.75±0.02</u> 1.40 – 2.20	2.8
Длина туловища / длина головы	<u>24.83±0.32</u> 20.8 – 32.1	<u>26.16±0.31</u> 21.3 – 31.5	3.0

Ширина головы в основании относительно больше у самок, что следует из отношения длины головы к ее ширине. С одной стороны, это может являться отражением уменьшения длины головы самок за счет укорочения пилеуса, а с другой – возможной разницей размеров некоторых элементов челюстного аппарата у представителей разных полов. Голова самок относительно шире также и на уровне центров глаз. Кроме того, увеличение ширины головы у самок, безусловно, связано с их более крупными, по сравнению с самцами, ядовитыми железами. Последнее подтверждается как визуальными различиями, так и различиями в репродуктивности представителей разных полов. В ходе контрольных ядовзятий у равно-размерных змей от самцов получали, в среднем, в 1.7 раза меньше сырого яда, чем от самок.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВНЕШНЕЙ МОРФОЛОГИИ ВОСТОЧНОЙ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ

Самки имеют относительно более широкий носомежчелюстной щиток и большее расстояние между глазом и краем рта. Это следует соответственно из отношения высоты носомежчелюстного щитка к его ширине и из отношения вертикального диаметра глаза к расстоянию от нижнего края глаза до края рта.

Несмотря на большее или меньшее перекрывание пределов ряда индексов между представителями разных полов, проведенный анализ позволяет выявить общую картину полового диморфизма метрических характеристик головы у исследуемого вида змей. Для самок характерна относительно более широкая, массивная голова с укороченным, по сравнению с самцами, пилеусом. Лобный щиток относительно шире у самок. Самцы характеризуются более узкой, удлинённой головой и относительно более широким межчелюстным щитком.

Различия в форме и размерах головы мы связываем с различием в размерах пищевых объектов самцов и самок. Вынашивание потомства и постродовое восстановление требуют больших энергетических затрат, а следовательно, и увеличения потребления пищи самками. На наш взгляд, эта потребность удовлетворяется за счет возможности питания более крупной добычей. Массивная и широкая голова позволяет самкам поедать относительно крупных грызунов и птенцов наземно-гнездящихся птиц. Крупные ядовитые железы самок, вероятно, повышают успех охоты на крупную добычу. Самцы, имеющие более узкую голову, питаются кормовыми объектами меньших размеров. Это подтверждается нашими наблюдениями как в искусственных, так и в естественных условиях. Подобные половые различия в питании отмечены также в итальянских популяциях *Vipera ursinii* (Luiselli, 1990). Таким образом, половой диморфизм размеров головы у степной гадюки, вероятно, может быть объяснен существованием отбора, направленного на оптимизацию питания представителей разных полов.

Хвост относительно длиннее у самцов. Отношение длины хвоста к длине туловища у половозрелых самцов составляет 5.9 – 8.9 (7.3 ± 0.62). У взрослых самок этот показатель выше – 8.3 – 13.5 (10.2 ± 0.17), что указывает на их «короткохвостость». Выявлены возрастные изменения данного индекса. У новорожденных особей относительная длина хвоста для самцов и самок составляет 6.4 – 7.8 (7.0 ± 0.04) и 7.7 – 11.0 (9.0 ± 0.09) соответственно.

Показатели и функции полового диморфизма по длине хвоста у змей неоднократно обсуждались (см., напр., Shine, 1978; Fitch, 1981). Большинство авторов связывает «длиннохвостость» самцов с расположением в хвостах гемипенисов и сопутствующей мускулатуры. Другая гипотеза предполагает наличие естественного отбора, направленного на увеличение размеров репродуктивной полости у самок за счет укорочения хвоста (Kaufman, Gibbons, 1975). По третьей гипотезе, имеет место естественный отбор, направленный на увеличение длины хвоста самцов для повышения успеха во время копуляции (Semlitsch, Gibbons, 1982). По мнению авторов этого предположения, длиннохвостые самцы более «успешны» в конкурентной борьбе и в побуждении самок к спариванию.

Для проверки первых двух гипотез сравнивали возрастные изменения относительной длины хвоста у представителей обоих полов. Различия этого показателя между новорожденными и половозрелыми самцами отсутствуют ($T_{st} = 0.48; p > 0.05$), а

между самками данных возрастных групп – достоверны ($T_{st} = 6.3$; $p < 0.001$). Таким образом, вероятно, в процессе полового созревания самок действует отбор, направленный на увеличение объема репродуктивной полости самок за счет увеличения длины туловища и опосредованно уменьшающий относительную длину хвоста. У самцов возрастные изменения в относительной длине хвоста отсутствуют, что подтверждает гипотезу морфологического ограничения. Закладывающиеся в эмбриогенезе длина хвоста самцов и пропорции соотношения ее с длиной туловища определяются необходимостью размещения в хвосте копулятивных органов и мышц-ретракторов.

Для новорожденных и половозрелых змей отмечена небольшая зона перекрытия верхнего предела относительной длины хвоста у самцов и нижнего предела величины данной характеристики у самок (0.7% среди новорожденных и 5.0% среди половозрелых). С целью предотвращения погрешности определения пола новорожденных змей в спорных случаях следует применять зондирование прианальных карманов. Ошибка в визуальном определении пола змей старших возрастных групп практически исключена.

Третья гипотеза в отношении степной гадюки неприемлема, поскольку прямая «конкуренция хвостов» характерна для змей с так называемым «свальным» поведением спаривания. Спариванию у степных гадюк предшествуют турниры самцов, что характерно для всех видов семейства. Победенные в единоборстве самцы уползают, а победитель остается с самкой. В ходе соперничества одних самцов спариться с самкой может другой, зачастую более короткохвостый самец, оказавшийся рядом. Подобное явление неоднократно наблюдалось нами как в естественных, так и в лабораторных условиях. Одновременное ухаживание за самкой нескольких самцов, когда более длиннохвостый (соответственно и более крупный) самец имел бы больше шансов на спаривание, не отмечено.

В целом исследование внешней морфологии выявило наличие половых различий размеров и массы тела половозрелых гадюк. Половой диморфизм установлен и для ряда характеристик фолидоза. Фолидоз некоторых участков пилеуса и лореальной области головы степной гадюки крайне изменчив и проявляется множеством вариантов количественного и качественного состава. По большинству характеристик фолидоза наблюдается сходство с особями крымских популяций вида. Подобное сходство ранее отмечал Ю.В. Кармышев (1999), сравнивая результаты своих исследований с данными Г. Нильсона и соавторов (Nilson et al., 1995) для кавказских популяций степной гадюки.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю. Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самар. науч. центра РАН, 2004. 192 с.
- Ждокова М.К. Распространение и некоторые аспекты морфологии степной гадюки (*Vipera ursinii*) в Калмыкии // Современная герпетология. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2003. Т. 2. С. 143 – 147.
- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В. Современное распространение и морфологическая характеристика степной гадюки (*Vipera ursinii*) в Поволжье // Вопросы герпетологии: Материалы Первого съезда Герпетол. о-ва им. А.М. Никольского. М.: Изд-во МГУ, 2001. С. 101 – 104.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВНЕШНЕЙ МОРФОЛОГИИ ВОСТОЧНОЙ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ

- Кармышев Ю.В.* Распространение и морфологическая изменчивость степной гадюки Крыма и сопредельных территорий // Проблемы изучения фауны юга Украины. Мелитополь; Одесса, 1999. С. 54 – 59.
- Кармышев Ю.В.* Распространение и таксономический статус степной гадюки (*Vipera ursinii*) на юге Украины // Вопросы герпетологии: Материалы Первого съезда Герпетол. о-ва им. А.М. Никольского. М.: Изд-во МГУ, 2001. С. 117 – 119.
- Кармышев Ю.В., Табачишин В.Г.* Эколого-морфологическая характеристика крымских и нижневолжских популяций степной гадюки (*Vipera (renardi) ursinii*) // Змеи Восточной Европы: Материалы Междунар. конф. / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 2003. С. 26 – 29.
- Котенко Т.И.* О степной гадюке на юге Украины // Вопросы герпетологии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. С. 73.
- Островских С.В.* Меланизм степной гадюки // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных и центральных регионов России: Материалы межреспубл. науч.-практ. конф. Краснодар: Изд-во Кубан. гос. ун-та, 1996. С. 144.
- Островских С.В.* Анализ полового диморфизма длины хвоста у степной гадюки // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем регионов России и сопредельных территорий: Тез. докл. 12 межреспубл. науч.-практ. конф. Краснодар: Изд-во Кубан. гос. ун-та, 1999. С. 79 – 80.
- Островских С.В.* Половой диморфизм метрических характеристик головы и ее элементов у степной гадюки // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных и центральных регионов России: Материалы 14 межреспубл. науч.-практ. конф. Краснодар: Изд-во Кубан. гос. ун-та, 2001. С. 147 – 149.
- Тертышников М.Ф.* Пресмыкающиеся центрального Предкавказья. Ставрополь: Ставропольсервисшкола, 2002. 239 с.
- Щербак Н.Н.* Изучение наружных морфологических признаков и их изменчивости у пресмыкающихся // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся / Ин-т зоологии им. И.И. Шмальгаузена АН УССР. Киев, 1989. С. 23 – 39.
- Capula M., Luiselli L.* Reproductive strategies in alpine adders, *Vipera berus*. The black females were more often // Acta Oecologia, 1994. Vol. 15, №2. P. 206 – 214.
- Fitch H.S.* Sexual size differences in reptiles // University of Kansas Publications of the Museum of Natural History. 1981. Vol. 70. P. 1 – 72.
- Kaufman G.A., Gibbons J.W.* Weight-length relationship in thirteen species of snakes in the southeastern United States // Herpetologica. 1975. Vol. 31. P. 31 – 37.
- Luiselli L.M.* Captive breeding of *Vipera ursinii ursinii* (Reptilia, Viperidae) // British Herpetological Society Bulletin. 1990. №34. P. 23 – 30.
- Nilson G., Tuniev B.S., Orlov N.L., Hoggern M., Andren C.* Systematics of the Vipers of the Caucasus: polymorphism or sibling species? // Asiatic Herpetol. Res. 1995. № 6. P. 1 – 26.
- Ostrovskikh S.V.* Different forms of melanism and its development with age in the population of steppe viper *Vipera renardi* (Christoph, 1861) // Russian Journal of Herpetology. 1997. Vol. 4, № 2. P. 186 – 191.
- Semliash R.D., Gibbons J.W.* Body size dimorphism and sexual selection in two species of water snakes // Copeia. Vol. 4. 1982. P. 974 – 976.
- Shine R.* Sexual size dimorphism and male combat in snakes // Oecologia (Berlin). 1978. Vol. 33. P. 269 – 277.

С.В. Островских

**MORPHOLOGICAL VARIABILITY
OF EASTERN MEADOW VIPER – *VIPERA (PELIAS) RENARDI*
IN THE NORTH-WESTERN CAUCASUS**

S.V. Ostrovskikh

*Kuban State University
Russia, 350040, Krasnodar, Stavropolskaya, 149
E-mail: ostrovskih@mail.ru*

The variability of external morphological characters of the *Vipera renardi renardi* populations in the North-Western Caucasus was analyzed. Sexual dimorphism in the size and some morphological characters of adult snakes was revealed.

Key words: Meadow viper, body size, pholidosis, sexual dimorphism.