

О ФОРМИРОВАНИИ ФАУНЫ ГАДЮК ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА

© 2007 А.Г. Бакиев¹, В.Ю. Ратников², А.И. Зиненко³¹ Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти² Воронежский государственный университет, г. Воронеж³ Музей природы Харьковского Национального Университета им. В.Н.Каразина, Украина, г. Харьков

Дается обзор гипотез, объясняющих процесс формирования ареалов гадюк Волжского бассейна. Отмечается, что гипотезы появления и расселения видов зависят от представлений о характере плейстоценовой эпохи. Указывается на необходимость использования палеонтологических данных.

Согласно принятой нами в настоящее время систематике и последним данным о распространении змей, современная фауна гадюковых (семейство *Viperidae*) Волжского бассейна достоверно включает всего лишь 2 вида. Они относятся к роду *Vipera* подсемейства *Viperinae*. Это – обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) и восточная степная гадюка (= гадюка Ренарда, ренардова гадюка) *Vipera renardi* (Christoph, 1861). Каждый из этих видов представлен в регионе двумя подвидами: первый – номинативным подвидом *V. b. berus* и гадюкой Никольского (= лесостепной гадюкой) *V. b. nikolskii* Vedmederjja, Grubant et Rudaeva, 1986; второй – номинативным подвидом *V. r. renardi* и гадюкой Башкирова *V. r. bashkirovi* Garanin, Pavlov et Bakiev, 2004.

Таксономический состав змей, населяющих Волжский бассейн, с течением времени изменялся. Эти изменения обусловлены появлением, формированием и вымиранием таксонов, а также расширениями, сужениями и перемещениями их ареалов. К настоящему времени было выдвинуто уже немало гипотез, так или иначе объясняющих процесс освоения территорий различными видами. В последнее время стало возможным оценивать и корректировать выдвигаемые гипотезы благодаря новым палеонтологическим данным. В частности, ископаемые остатки, принадлежащие гадюковым змеям (обыкновенная гадюка, степная гадюка, а также не определенные до вида представители рода *Vipera*), отмечены в 10 местонахождениях Волжского бассейна (рис.). Название, территориальная привязка и геологический возраст местонахождений, таксономический состав гадюк и источники информации приведены в подрисуночном тексте. К это-

му тексту хотелось бы дать следующее пояснение. В описании таксономического состава ископаемых остатков гадюк, представленных в изученных местонахождениях исключительно позвонками, используется биномен *Vipera ursinii*. В связи с выделением *V. renardi* в качестве самостоятельного вида [до этого названный вид считался одним из подвидов степной гадюки *V. ursinii* (Bonaparte, 1835)] данные определения ископаемых позвонков нужно рассматривать в широком смысле – *V. ursinii sensu lato*, т.е. как относящиеся к комплексу видов *V. ursinii*. В настоящее время отличить по позвонкам *V. renardi* от других таксонов, ранее относившихся к виду *V. ursinii*, не представляется возможным [26].

По словам А.М. Никольского [18], в истории гадюк палеарктической области в ледниковое время важную роль должна была сыграть венгеро-румынская низменность. Никольский обращает внимание на «прерывчатое» распространение видов и родов в западно-восточном направлении, объясняя прерывчатость «уничтожающим» влиянием ледникового периода. Некоторые виды и роды отмечены им на крайнем западе Евразии и ее крайнем востоке при их отсутствии в промежутке. Между западной и восточной формами может находиться более приспособленный к холодному климату родственник, менее близкий к каждой из них, по сравнению с родством двух теплолюбивых форм между собой. «Из пресмыкающихся подобный пример представляют гадюки. Восточно-сибирская гадюка (*Vipera sachalinensis*) заменяет собой западно-европейскую (*V. ursini*)» (с. 8). «В Западной Европе водится вид *Vipera ursini*, к которому весьма близким видом является восточно-сибирская гадюка *V. sachalinensis*, а в промежутке между ними

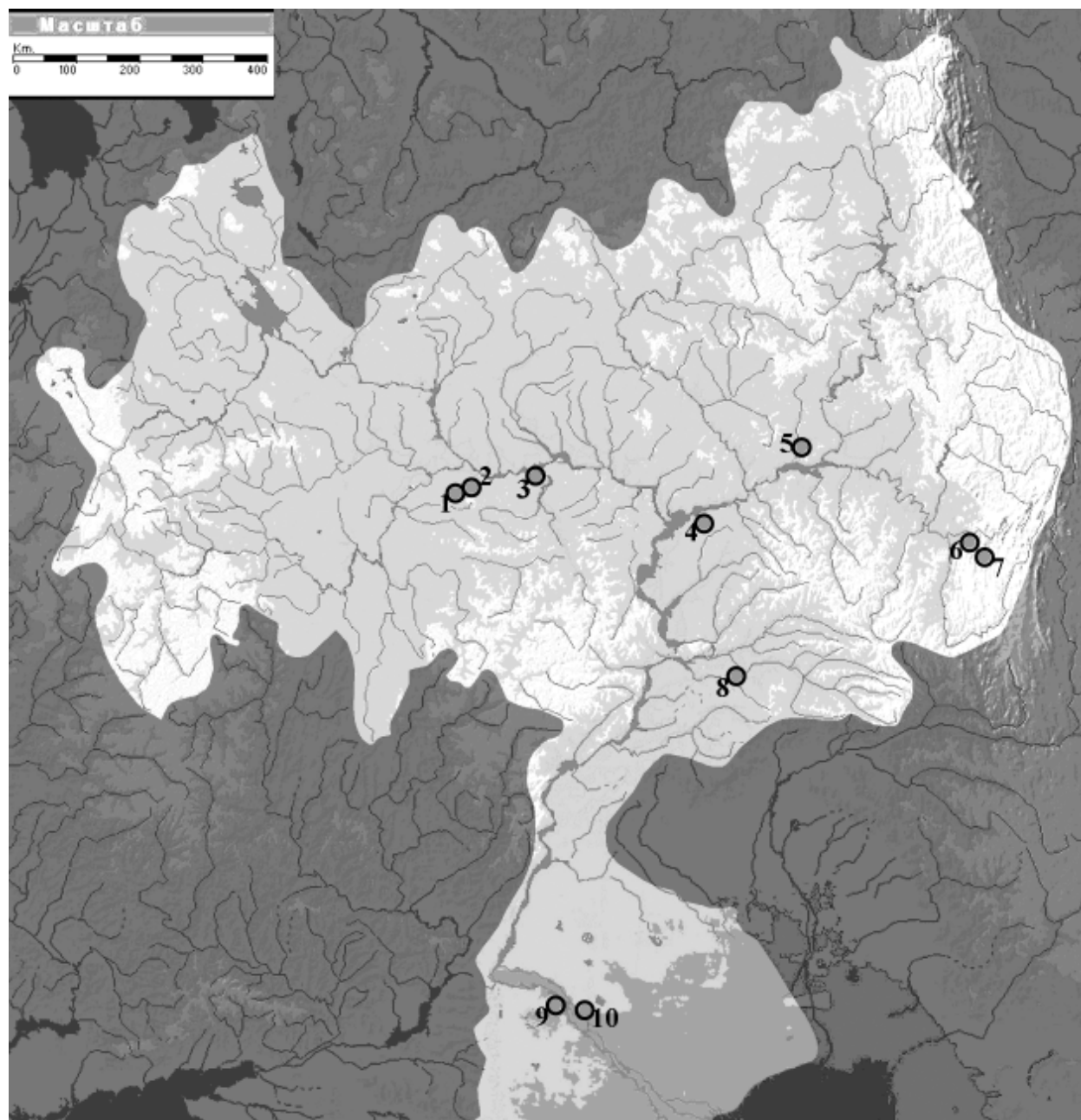


Рис. Местонахождения ископаемых остатков гадюк в Волжском бассейне: 1 – Березовка, Нижегородская область; ильинский горизонт нижнего неоплейстоцена: *Vipera* sp. [3, 19, 24, 26]; 2 – Красная Лука, Нижегородская область; средний-верхний неоплейстоцен: *V. sp.* [21, 24, 26]; 3 – Еласы, Марий Эл; микулинский горизонт верхнего неоплейстоцена: *V. sp.* [23, 24, 26]; 4 – Большие Тиганы, Татарстан; средневалдайский горизонт верхнего неоплейстоцена: *V. ursinii*, *V. sp.* [20, 24, 26]; 5 – Красный бор, Татарстан; микулинский горизонт верхнего неоплейстоцена: *V. cf. berus* [9, 26, 31, 32, 34, 36]; 6 – Пещера Лемеза-4, Башкирия; голоцен: *V. berus* [26, 31, 32]; 7 – Пещера Заповедная, Башкирия; голоцен: *V. berus* [26, 27, 31, 32]; 8 – Домашкинские Вершины, Самарская область; верхний неоплейстоцен: *V. ursinii* [26]; 9 – Черный Яр-Нижнее Займище, Астраханская область; среднерусский надгоризонт среднего неоплейстоцена: *V. ursinii* [22, 24]; 10 – Средняя Ахтуба, Астраханская область; голоцен: *V. ursinii*, *V. sp.* [24]

живет обыкновенная гадюка (*V. berus*)» (с. 9), которая в большей степени, по мнению Никольского, отличается от обеих. Предковый плиоценовый вид, имевший сплошной евразийский ареал, в ледниковый период вынужден был уйти в теплые рефугиумы южной Франции и Дальнего

Востока; часть же животных пережила ледниковье в венгеро-румынской низменности. Теплый климат в южнофранцузском и дальневосточном рефугиумах во время ледниковья не очень отличался от плиоценового климата, в котором обитал предковый вид. Поэтому дивергенция в этих

регионах шла относительно медленно, в связи с чем краевые с запада и востока формы больше напоминают друг друга и сохраняют реликтовые черты. Климат же в венгеро-румынской котловине, окруженной со всех сторон горами, был более суров по сравнению с двумя названными рефугиумами. Обитавшие в ней таксоны эволюционировали быстрее и дали новые виды, сильнее отличающиеся от краевых форм, чем те друг от друга. Так Никольский [18] объясняет распространение 3 видов гадюк – *Vipera sachalinensis*, *V. ursini* и *V. berus*; последняя как вид сформировалась в венгеро-румынском рефугиуме. Первые 2 вида по окончании ледникового периода не смогли распространиться по прежнему пространству материка, поскольку климат не достиг той степени теплоты, которая ему была свойственна на пороге наступления последнего оледенения. Для них климатические условия по большей части протяжения Сибири и в настоящее время оказываются не достаточно теплыми. Будучи загнанными оледенением в румыно-венгерскую котловину, как в ловушку, одни животные погибли, другие приспособились к холодному климату. Условия существования животных, запертых в этой котловине, были неблагоприятны для них. У тех видов, которые все-таки вынесли эти условия, эволюция шла ускоренными темпами, поэтому вышедшие оттуда виды и подвиды изменились за ледниковое время в большей степени, нежели их родственники на крайнем востоке и крайнем западе. Поэтому в настоящее время они и отличаются от этих родственников в большей степени, нежели восточный родственник отличается от западного. Появившиеся в названной котловине виды, как дети ледникового периода, выйдя оттуда, могли дальше своих сородичей распространиться на север. Из рептилий здесь сложилась гадюка *V. berus* [18]. Л.Я. Боркин [6] пишет, что, хотя Никольским сообщается об отсутствии случаев европейско-дальневосточной дизъюнкции ареалов у рептилий, этот пример хорошо укладывается в схему «интеркалярной» концепции Никольского. Заметим, что указание Никольского о незначительных видовых отличиях степной и сахалинской гадюк, которые относительно сильно разнятся с обыкновенной гадюкой, в общем-то неверно. Обыкновенная и сахалинская гадюки, согласно последним данным изучения молекулярной филогении гадюковых, ближе друг к другу (комплекс «*V. berus*»), чем степная гадюка к ним (комплекс «*V. ursinii*») [10, 43, 44]. Следовательно, «интеркалярная» концепция применительно к рассматриваемым видам гадюк

оказывается несостоятельной. Тем не менее, Венгерская равнина и сейчас рассматривается как одна из ключевых территорий в истории обыкновенной гадюки: отсюда известны находки древнейших гаплотипов номинативного подвида [38, 44, 49].

В.И. Гаранин [7], основываясь на имеющихся тогда сведениях, пишет об обыкновенной гадюке: «В конце ледникового периода, вероятнее всего в рефугиумах Центральной Европы, из северных популяций неогенового правика образовался самый молодой вид гадюки - *V. berus*, распространившийся с потеплением и расширением лесной зоны на запад, север и восток» (с. 34). В.Ф. Хабибуллин [31] тоже относит обыкновенную гадюку к молодым в эволюционном плане видам, которые «сформировались во многом под влиянием перигляциальных условий и поэтому, во-первых, более приспособлены к условиям умеренного климата, во-вторых, более экологически пластичны» (с. 35).

Однако палеонтологические находки [26] «опровергают гипотезу о том, что *Vipera berus* - очень молодой вид, появившийся только в конце ледникового периода. Следует также подвергнуть сомнению предположение, что он сформировался под влиянием перигляциальных условий, поскольку уже существовал до наступления самых суровых оледенений» (с. 27). В коллекциях с территории Восточно-Европейской равнины самые древние находки *V. ursinii* происходят из плиоценовых отложений, а *V. berus* - из нижнеплейстоценовых [24].

В.М. Шапошников [35] полагает, что гадюка Никольского могла выделиться в подвид обыкновенной гадюки в период оледенений. К.Д. Мильто и А.И. Зиненко [14, 46, 50] также считают плейстоценовые оледенения причиной изоляции и формирования гадюки Никольского как таксона. В совместной статье [46] эти авторы, описывая распространение гадюки Никольского, указывают, что она занимает преимущественно доледниковые ландшафты к югу от границы максимального покровного оледенения на Восточно-Европейской равнине. Ареал охватывает лесостепную зону, иногда проникая в степную зону вдоль речных долин (Донец, Дон) и возвышенностей (Донецкий кряж). Распространение коррелирует с расположением рефугиумов лесной растительности во время Валдайского оледенения (18-20 тысяч лет назад) в среднем течении бассейнов Дона и Волги. Часть рефугиумов, расположенных на возвышенностях, послужила центрами сохранения генетического разнообразия

V. berus. При этом авторы указывают на гипотезу, предлагаемую в некоторых публикациях [37, 45], согласно которой черная форма *V. berus* имеет преимущества в холодном климате по сравнению с «нормально» окрашенной. Однако, как замечают Мильто и Зиненко, наиболее теплая часть ареала *V. berus* населена только меланистическими гадюками. Такая картина может быть следствием формирования гадюки Никольского во время оледенения и ее адаптации к условиям меньшей теплообеспеченности в прошлом. По-видимому, полагают Мильто и Зиненко, юго-восточная часть Восточно-Европейской платформы была заселена *V. b. nikolskii* еще до днепровского оледенения. Территория, освобождавшаяся после отступления сначала днепровского оледенения, а затем валдайского, занималась таежными лесами, которые, в свою очередь, заселяла с запада более молодая *V. b. berus*. Гадюка Никольского могла сохраниться вместе с видами восточно-европейского комплекса в рефугиумах, располагавшихся в среднем течении Волги, на Среднем Дону, в среднем течении Донца, в низовьях Днепра и в долине р. Прут [46]. Древность гадюки Никольского, по сравнению с номинативным подвидом обыкновенной гадюки, отчасти подтверждают молекулярно-генетические исследования [44], согласно которым отдельные гаплотипы первой формы оказываются близкими к гаплотипам распространенной в Турции адапатарской гадюки *V. barani* Bohme et Joger, 1983, а также находится в довольно близком родстве с балканским подвидом обыкновенной гадюки *V. b. bosniensis* Boettger, 1889 и альпийской формой обыкновенной гадюки из Северной Италии и Южной Швейцарии. Любопытно, что гаплотипы, специфические только для *V. b. nikolskii*, найдены лишь в двух пунктах ареала гадюки Никольского - в Воронежской и Саратовской областях, в то время как в пробах из большинства популяций, предварительно идентифицированных как гадюка Никольского, был найден гаплотип обыкновенной гадюки. Эта информация еще нуждается в осмыслении. Согласно выдвигаемым идеям [46], гадюка Никольского представляет собой автохтонный таксон лесостепи в Восточной Европе, существовавший тут как минимум до днепровского оледенения, в то время как *V. b. berus* представляет собой более позднего вселенца с запада, из Карпатского региона [38].

Аналогичный сценарий быстрого расселения номинативного подвида обыкновенной гадюки из рефугиумов в Карпатах высказывается и в более поздней работе: гадюки на всей территории

от Карпат (Словакии) и до Дальнего Востока оказываются носителями близких гаплотипов митохондриальной ДНК [49]. Недостатками этой работы можно считать не только полное отсутствие проб из ареала гадюки Никольского, но и небольшое количество проб в целом из Восточной Европы и Азии. Как известно [4], применение анализа последовательности митохондриальной ДНК не позволяет определять гибриды из-за материнского наследования митохондриального генома. В случае с подвидами обыкновенной гадюки гибридизация между гадюкой Никольского и обыкновенной гадюкой скорее всего носит весьма распространенный характер [46, 50], что и может приводить к отмеченным выше несоответствиям между морфологическим определением и молекулярными данными. Если находки у гадюки Никольского гаплотипов, родственных *V. barani*, подтвердятся, то, по аналогии с филогенетическими линиями Балкан и Севера Италии, срок отделения которых друг от друга оценен с помощью молекулярных часов, время ее изоляции составляет не менее 1,4 млн. лет.

Что касается номинативного подвида, то согласно этой работе [49] он также неоднороден. Занимающая северо-восточную часть ареала от Словакии до Сахалина филогеографическая линия («Eastern subclade») отделилась от западной около 0,4 млн. лет назад, причем древнейшие гаплотипы этой группы встречаются в самой восточной (Сахалин) и западной (Словакия) частях ее ареала, что может свидетельствовать о колонизации этой территории как минимум в два этапа [49]. Вначале произошло инициальное расселение, затем - вымирание на большей части территории и вторичное расселение более молодых линий (из сохранившихся крайних западных и восточных популяций, а также из рефугиума между ними).

К сожалению, мы не располагаем палеонтологическими данными о подвидах гадюк для коррекции высказанных предположений, да и надежда на то, что они появятся в ближайшее время, очень слаба.

А.М. Никольский [17] предполагает, что степная гадюка имеет азиатское происхождение: «К числу выходцев из Азии в фауне Европейской России надо относить степную гадюку (*C. renardi*), которая возникла где-нибудь в пустынях Турана и переселилась оттуда в степи южной России» (с. 294). В.И. Гаранин [7] считает степную гадюку «пришедшей из Азии» (с. 34), В.Ф. Хабибуллин [31] - «из Западной Азии» (с. 34). По мнению В.А. Киреева [12, 13] и М.Ф. Тер-

тышниковой [29, 30], степная гадюка относится к видам европейского происхождения. Е.Г. Накаренко [15] отмечает происхождение этой змеи как средиземноморское. Согласно оценке иммунологических расстояний [47], *V. renardi* отделилась от армянской степной гадюки *V. eriwanensis* (Reuss, 1933), обитающей сейчас в Армении, Грузии и Северо-Восточной Турции, около 1,5 млн. лет назад, т.е. в начале плейстоцена. Кстати, У. Йогер и О. Дэли [40] не считают армянскую степную гадюку самостоятельным видом, а рассматривают этот таксон в качестве подвида ренардовой гадюки. По молекулярным данным [41, 42], генетические различия между армянской степной гадюкой и гадюкой Ренарда не достигают видового уровня.

И.С. Башкиров [5] высказывает предположение, что популяция гадюки *Vipera renardi* из окрестностей устья Камы в Спасском районе Татарии является третичным реликтом. Автор пишет, что в третичный период «Акчагыл здесь кончался и был совсем мелким, благодаря чему должны были оставаться острова, на которых и уцелели плиоценовые формы. Степная гадюка этого «острова» уже по окраске отличается от типичной *V. renardi*, ничем с этой стороны не различаясь от *V. b. berus* L., а в некоторой части популяции даже и от *V. berus* aber. *prester* Lep. Имеются особенности в щитках и чешуйках головы, также сближающие этих реликтовых гадюк с *V. berus*. Любопытна и повышенная плодовитость их, почти вдвое превосходящая таковую у типичной *V. renardi* - признак, также сближающий их с *V. berus*» (с. 244). Недавно популяция, населяющая Спасский район в Татарстане, и популяции со сходной морфологией и экологией из левобережных частей Ульяновской и Самарской областей выделены в самостоятельный подвида, описанный под названием *V. renardi bashkirovi*. В описании подвида [8] указывается, что предположение Башкирова, рассматривающего названную популяцию в качестве третичного реликта, вполне сочетается с особенностями геологической истории региона. Для углубленного изучения вопросов, связанных с происхождением описанного таксона, необходимы молекулярно-генетические исследования.

Приведенные выше гипотезы появления и распространения видов с их внутривидовыми формами зависят как от нововведений систематики, так и от представлений о характере плейстоценовой эпохи, меняясь в связи с этими представлениями. Большинство гипотез не учитывает палеонтологические данные, поначалу - просто

потому, что палеонтологического материала не было, потом - по инерции. В настоящее время палеонтологических данных, хоть они и немногочисленны, уже вполне достаточно, чтобы опровергнуть хотя бы часть гипотез. Во всяком случае, с палеонтологическими данными пора считаться. Необходимо также учитывать геологическую информацию об истории развития регионов.

Рассматривая в хронологическом порядке публикации, затрагивающие историю формирования современной европейско-азиатской герпетофауны, можно отметить, что четвертичному оледенению - после его признания - стали придавать большое значение в качестве видообразующего фактора. Обратимся к литературным источникам, вышедшим из печати несколько десятилетий назад. Некоторые виды змей Евразии считались сформированными во время или после оледенения. Таким видом считалась обыкновенная гадюка [7, 18]. Появление же других современных видов относилось к доледниковому периоду: И.С. Башкиров [5] считал степную гадюку, обитающую близ устья Камы, третичным реликтом. А.М. Никольский [18] писал: «Фауна палеарктической области, в частности Европы и Сибири, есть фауна молодая; в основной своей массе она сложилась в четвертичное время, и только местами в виде некоторого количества реликтов сохранились в ней животные третичного происхождения» (с. 3). Однако накапливающиеся палеонтологические находки показывают, что большинство современных видов возникло до четвертичного оледенения. В публикациях последних лет [3, 6, 25, 26] материковое оледенение в плейстоцене оценивается по отношению к низшим наземным позвоночным Палеарктики, включая змей как важный ареалоформирующий фактор, а не как видообразующий.

Оледенения в течение четвертичного периода происходили неоднократно: было не менее четырех ледниковых фаз (гляциалов), разделенных межледниковьями (интергляциалами) [16, 33]. Змеи исчезали на территориях, покрывавшихся ледниками, и переживали неблагоприятный период в рефугиумах. Поскольку предшествующие оледенения занимали свои, отличные от других территории, обрамленные соответствующими перигляциальными зонами, то рефугиумы, скорее всего, не совпадали в разные ледниковые эпохи, хотя всегда были приурочены к долинам, а не к возвышенным участкам рельефа. На протяжении гляциалов наблюдались стадии потеплений, а на протяжении интергляциалов - стадии похо-

лоданий. Современная эпоха - голоцен - считается межледниковьем [25, 26].

Палеогеографическая обстановка в позднем кайнозое постоянно менялась. Изменение обстановки и связанных с ней ареалов животных, в том числе змей, продолжается и в настоящее время. В связи с этим, по нашему мнению [3, 25, 26], лишены смысла понятия «окончательно сложившихся ареалов» и «несложившихся ареалов».

В качестве возможного изменения ареалов гадюковых за последние 200 лет можно отметить сведения о распространении щитомордников (семейство Viperidae, подсемейство Crotalinae) на территории Волжского бассейна. Щитомордники под биноменом *Coluber halys* отмечались П.С. Палласом [48] в записях, датированных 9 мая 1793 г. (S. 112), на востоке бассейна Нижней Волги, в песчаной пустыне Салтан-Мурат («Sandwüste Saltan-Murat»). Если обратиться к современной карте, то урочище Салтан-мурат находится в Казахстане, на западе Атырауской области, почти на границе с Енотаевским районом Астраханской области. Путешествовавший с Палласом И.Г. Георги [39] писал, что данный вид змей очень редко встречается в каспийских степях: «In den Kaspischen <...> Steppen sehr sparsam» (S. 1876). Достоверных подтверждений обитания щитомордников в настоящее время в Волжском бассейне нам найти не удалось. Тем не менее, до сих пор указывается, что в Нижнее Поволжье заходит ареал обык-

новенного щитомордника *Gloydus halys* [1, 2] - вида, несколько лет назад рассматривавшегося в составе рода *Agkistrodon*. В последний род совсем недавно включали около 10 видов, населяющих Южное Закавказье, Центральную и Восточную Азию, государства Средней Азии, Казахстан, Монголию, Китай, Корею и Японию, и 3 вида, населяющих Северную и Центральную Америку. По мнению А.М. Никольского [17], Сибирь щитомордники заселили с востока. Е.Г. Накаренок [15], рассматривая эколого-географические аспекты формирования герпетофауны Северного Прикаспия, указывает на восточно-палеарктическое происхождение обыкновенного щитомордника. Ископаемые остатки змей азиатско-американского рода *Agkistrodon* известны из плиоцена - плейстоцена Северной Америки [28]. Однако виды, обитающие в Америке, теперь уже выделены в собственно род *Agkistrodon*, тогда как щитомордники, обитающие в Северной Евразии, сейчас относятся к роду *Gloydus*. Вероятно, обыкновенный щитомордник сейчас не обитает на территориях, относящихся к Волжскому бассейну. Тем не менее, предполагается распространение в Нижнем Поволжье подвида *G. h. caraganus*, который «наиболее приспособлен к пустынно-ксеротермическим условиям» [11, с. 5]. Ископаемые остатки щитомордников на территории Волжского бассейна пока не найдены.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 07-04-00694).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л. Ресурсы ядовитых змей фауны России // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами: Сб. науч. статей. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005.
2. Ананьева Н. Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г. и др. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). СПб., 2004.
3. Бакиев А.Г., Ратников В.Ю. История формирования ареала узорчатого полоза *Elaphe dione* и современное распространение вида в Волжском бассейне // Изв. Самар. НЦ РАН. Спец. вып. «Актуальные проблемы экологии». 2003. Вып. 2.
4. Банникова А.А. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих // Журн. общ. биол. 2004. Т. 65, №4.
5. Баширов И. Реликтовые элементы в фауне Жигулей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1935. Т. 44, вып. 5.
6. Боркин Л.Я. Европейско-дальневосточные разрывы ареалов у амфибий: новый анализ проблемы // Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран / Тр. ЗИН АН СССР. Л., 1984. Т. 124.
7. Гаранин В.И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука, 1983.
8. Гаранин В.И., Павлов А.В., Бакиев А.Г. Степная гадюка, или гадюка Ренарда *Vipera renardi* (Christoph, 1861) // Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю. Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самар. НЦ РАН, 2004.
9. Зерова Г.А., Чхиквадзе В.М. Обзор кайнозойских ящериц и змей СССР // Изв. АН ГССР. Сер. биол. 1984. Т. 10, № 5.
10. Калябина С.А., Йогер У., Орлов Н.Л., Винк

- М. Филогения и систематика гадюковых змей комплекса «*Vipera berus*» // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конф. Тольятти, 2003.
11. Карпенко В.П. Распространение и экология щитомордника *Ancistrodon halys* (Pallas, 1776): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1958.
 12. Киреев В.А. Земноводные и пресмыкающиеся Калмыкии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1982.
 13. Киреев В.А. История формирования герпетофауны Калмыкии и ее зоогеографические особенности // Проблемы региональной фауны и экологии животных: Сб. науч. тр. Ставрополь, 1987.
 14. Мильто К.Д. Распространение и морфологические особенности черной лесостепной гадюки // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конф. Тольятти, 2003.
 15. Накаренко Е.Г. Экологические аспекты формирования герпетофауны северного Прикаспия и тенденции ее современного развития: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2002.
 16. Никитин Е.А. Плейстоценовые отложения и образование рельефа Самарской области. Самара, 2002.
 17. Никольский А.М. Фауна России и сопредельных стран: Пресмыкающиеся (Reptilia) Т. 2. Ophidia. Петроград, 1916.
 18. Никольский А.М. Роль ледникового периода в истории фауны палеоарктической области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1947. Т. 52, вып. 5.
 19. Ратников В.Ю. Остатки пресмыкающихся из нижнеплейстоценового местонахождения Березовка Нижегородской области // Палеонтол. журн. 1998. № 3.
 20. Ратников В.Ю. Позднеплейстоценовая герпетофауна из местонахождения Большие Тиганы на левобережье Камы // Вестн. Воронеж. ун-та. Сер. геол. 1998. № 5.
 21. Ратников В.Ю. Герпетофауна из местонахождения Красная Лука Нижегородской области // Вестн. Воронеж. ун-та. Сер. геол. 1999. № 8.
 22. Ратников В.Ю. Герпетофауна из черныярских песков разреза Черный Яр-Нижнее Займище (Нижнее Поволжье) // Палеонтол. журн. 2001. № 6.
 23. Ратников В.Ю. Герпетофауна верхнеплейстоценового местонахождения Еласы в бассейне Волги // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 5. Тольятти, 2001.
 24. Ратников В.Ю. Позднекайнозойские земноводные и чешуйчатые пресмыкающиеся Восточно-Европейской равнины // Тр. НИИ геологии Воронеж. гос. ун-та. Вып. 10. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 2002.
 25. Ратников В.Ю. К истории фауны ящериц Волжского бассейна // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 7. Тольятти, 2004.
 26. Ратников В.Ю. К истории формирования офидиофауны Волжско-Камского края // Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю. Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самар. НЦ РАН, 2004.
 27. Сатаев Р.М., Макарова О.В. Ископаемая герпетофауна из пещеры «Заповедная» // Ежегодник-96. Уфа, 1997.
 28. Татаринов Л.П. Отряд Ophidia. Змеи // Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М.: Наука, 1964.
 29. Тертышников М.Ф. Пресмыкающиеся Предкавказья (фауна, систематика, экология, значение, охрана, генезис): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Киев, 1992.
 30. Тертышников М.Ф. Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья. Ставрополь: Ставропольсервисшкола, 2002.
 31. Хабибуллин В.Ф. Фауна пресмыкающихся Республики Башкортостан. Уфа: Изд-во Башкир. ун-та, 2001.
 32. Хабибуллин В.Ф. К истории формирования современной фауны пресмыкающихся Башкирии // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 3.
 33. Чистяков А.А., Макарова Н.В., Макаров В.И. Четвертичная геология. Учебник. М.: ГЕОС, 2000.
 34. Чхиквадзе В.М., Сухов В.П. Земноводные и пресмыкающиеся из четвертичных отложений Красного Бора (р. Кама) // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1977.
 35. Шапошников В.М. О формировании современной герпетофауны Самарской области // Краеведческие записки. Вып IX. Самара, 2000.
 36. Яковлев А.Г. Мелкие млекопитающие плейстоцена и голоцена Башкирского Предуралья и западного склона Южного Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1996.
 37. Andr en C., Nilson G. Reproductive success and risk of predation in normal and melanistic colour morphs of the adder, *Vipera berus* // Biol. J. of

- the Linnean Society. 1981. V. 15, № 3.
38. Carlsson M. Phylogeography of the Adder, *Vipera berus* / Acta Universitatis Upsaliensis. Comprehensive summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology 849. Uppsala, 2003.
39. Georgi I.G. Geographisch-phisikalische und Naturhistorische Beschreibung des Russischen Reichs. T. 3, Bd. 7. Königsberg, 1801.
40. Joger U., Dely O.G. *Vipera (Pelias) renardi* – Steppenotter // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/IIB: Schlangen (Serpentes) III. Viperidae. Wiebelsheim: AULA-Verlag, 2005.
41. Joger U., Hermann H.-W., Nilson G. Molecular phylogeny and systematics of the Viperidae, II: A revision of the *Vipera ursinii* complex // Proceeding of the 6th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. Budapest, 1992.
42. Joger U., Kalyabina-Hauf S.A., Schweiger S. et al. Phylogeny of eurasian *Vipera* (subgenus *Pelias*) // Programme & Abstracts: 12th Ordinary General Meeting of Societas Herpetologica Europaea. Saint-Petersburg, 2003.
43. Kalyabina S., Schweiger S., Joger U. u. a. Phylogenie und Systematik der Kreuzotter (*Vipera berus*-Komplex) // Ökology, Verbreitung und Schutz der Kreuzotter: Tagung der DgHT-AG Feldherpetologie und der Arbeitsgemeinschaft Amphibien- und Reptilienschutz in Hessen e. V. (AGAR). Darmstadt, 2002.
44. Kalyabina-Hauf S., Schweiger S., Joger U. et al. Phylogeny and systematics of adders (*Vipera berus*-complex) // Verbreitung, Ökology und Schutz der Kreuzotter (*Vipera berus* [Linnaeus, 1758]) / Mertensiella. 2004. N. 15.
45. Madsen T., Stille B. The effect of size dependent mortality on colour morphs in male adders, *Vipera berus* // Oikos. 1988. V. 52, N. 1.
46. Milto K.D., Zinenko O.I. Distribution and Morphological Variability of *Vipera berus* in Eastern Europe // Herpetologia Petropolitana: Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. St. Petersburg, 2005.
47. Nilson G., Andrén C. The meadow and steppe vipers of Europe and Asia – the *Vipera* (*Acridophaga*) *ursinii* complex // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 2001. V. 47, N. 2–3.
48. Pallas P.S. Bemerkungen auf einer Reise in die südlichen Statthalten des Russischen Reichs in den Jahren 1793 und 1794. Bd. 1. Leipzig: G. Martini, 1799.
49. Ursenbacher S., Carlsson M., Helfer V., Tegelstrom H., Fumagalli L. Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (*Vipera berus*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data // Molecular Ecology. 2006. V. 15.
50. Zinenko O. New data about hybridization between *Vipera nikolskii* Vedmederja, Grubant & Rudaeva, 1986 and *Vipera berus berus* (Linnaeus, 1758) and their contact zones in Ukraine // Verbreitung, Ökology und Schutz der Kreuzotter (*Vipera berus* [Linnaeus, 1758]) / Mertensiella. 2004. N. 15.

ABOUT FORMING OF VIPERS' FAUNA OF THE VOLGA RIVER BASIN

©2007 A.G. Bakiev¹, V.Yu. Ratnikov², A.I. Zinenko³

¹ Institute of Ecology of the Volga River Basin of Russian Academy of Sciences, Togliatti

² Voronezh State University, Voronezh

³ Museum of Nature V.N. Karazin Kharkov National University, Ukraine, Kharkov

The review of the hypotheses which explain areas formation of vipers of the Volga basin is given. It is marked, that hypotheses of occurrence and setting of species depend on ideas about character of pleistocene epoch. It is underlined necessity to use the paleontological data.