

**Половые различия в морфометрических признаках чёрной лесостепной гадюки,
Pelias berus nikolskii (Vedmederj, Grubant et Rudaeva, 1986)
(Viperidae, Reptilia), из Воронежской области**

М. В. Ушаков

*Воронежский государственный университет, заповедник «Галичья гора»
Россия, 399240, Липецкая область, Задонский район, с. Донское*

Информация о статье

Краткое сообщение

УДК 598.115.33:591.4(470.324)

<https://doi.org/10.18500/1814-6090-2022-22-1-2-40-45>

Поступила в редакцию 17.10.2021,
после доработки 12.12.2021,
принята 22.12.2021

Аннотация. Изучался половой диморфизм у чёрной лесостепной гадюки, *Pelias berus nikolskii* (Vedmederj, Grubant et Rudaeva, 1986), обитающей в Воронежской области. С 2008 по 2017 г. было отловлено 118 змей, из них 84 составляли самцы и 34 – самки. У особей брались промеры длины тела, длины хвоста и пяти измерений головы. Ковариационный анализ показал, что самцы и самки различаются по всем признакам, кроме наибольшей ширины головы и длины головы. Также признаки можно подразделить на те, которые по отношению друг к другу сохраняют половой диморфизм на протяжении всего роста змей, и те, половой диморфизм которых по отношению друг к другу меняется с размерами тела. Дискриминантный анализ показал, что в разграничение полов основной вклад дает длина хвоста: при одинаковой длине тела длина хвоста практически всегда будет больше у самцов, чем у самок. Меньшее значение имеет ширина головы на уровне глаз: при одинаковой длине хвостов ширина головы на уровне глаз часто больше будет у самок.

Ключевые слова: пресмыкающиеся, гадюковые змеи, чёрная лесостепная гадюка, гадюка Никольского, *Pelias berus nikolskii*, морфология, половой диморфизм

Статья опубликована на условиях
лицензии Creative Commons Attribution
4.0 International (CC-BY 4.0)

Образец для цитирования: Ушаков М. В. 2022. Половые различия в морфометрических признаках чёрной лесостепной гадюки, *Pelias berus nikolskii* (Vedmederj, Grubant et Rudaeva, 1986) (Viperidae, Reptilia), из Воронежской области // Современная герпетология. Т. 22, вып. 1/2. С. 40 – 45. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2022-21-1-2-40-45>

ВВЕДЕНИЕ

Половой диморфизм возникает как следствие разграничения роли полов в размножении. К нему могут приводить разные причины как приспособительного, так и неприспособительного характера. Он может быть результатом аллометрического и неаллометрического роста.

Встречающаяся в Воронежской области чёрная лесостепная гадюка, или гадюка Никольского, *Pelias berus nikolskii* (Vedmederj, Grubant et Rudaeva, 1986)*, за исключением различий в длине хвоста, видимого полового диморфизма в метрических признаках не показывает. В окраске тела змеи проявляются однотипность. Основная масса взрослых гадюк окрашена в чёрный цвет, хотя иногда самки имеют красные пятна на голове и совсем у единичных особей тело имеет краснокоричневую окраску с неясным чёрным рисунком на спине. У самцов и большей части самок радужка глаза чёрного цвета, но у некоторой части самок радужка имеет красную окраску.

Количественные межполовые различия в значениях признаков могут быть связаны с системой спаривания. В этой работе мы спрашиваем: существует ли половой диморфизм в морфометрических признаках у *P. b. nikolskii* в Воронежской области, и какие признаки вносят основной вклад в различие полов?

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Чёрная лесостепная гадюка отлавливалась с 2008 по 2017 г. на территории Воронежской области. За период исследований выборки были взя-

✉ Для корреспонденции. Заповедник «Галичья гора», Воронежский государственный университет.

ORCID и e-mail адрес: Ушаков Михаил Васильевич: <https://orcid.org/0000-0001-6615-7041>, ushakov@dev-reserve.vsu.ru.

Таблица 1. Статистические сведения о собранных измерениях *P. b. nikolskii* из Воронежской области
Table 1. Statistical data on the collected measurements of *P. b. nikolskii* from the Voronezh region

Признак / Trait	Пол / Sex	Число особей / Number of individuals	Наименьшее значение, мм / The smallest value, mm	Наибольшее значение, мм / The highest value, mm
<i>L.</i>	самцы / males	77	244	652
	самки / females	24	178	665
<i>L.cd.</i>	самцы / males	77	40	109
	самки / females	23	26	88
<i>L.cm.</i>	самцы / males	76	12.7	23.8
	самки / females	24	11.9	24.2
<i>L.at.cm.</i>	самцы / males	77	7.6	14.5
	самки / females	22	6.9	14.8
<i>L.at.m.</i>	самцы / males	77	5.0	10.7
	самки / females	23	5.5	10.0
<i>L.pil.</i>	самцы / males	72	9.7	17.9
	самки / females	24	8.0	17.5
<i>L.m.</i>	самцы / males	77	3.8	8.5
	самки / females	24	3.4	7.5

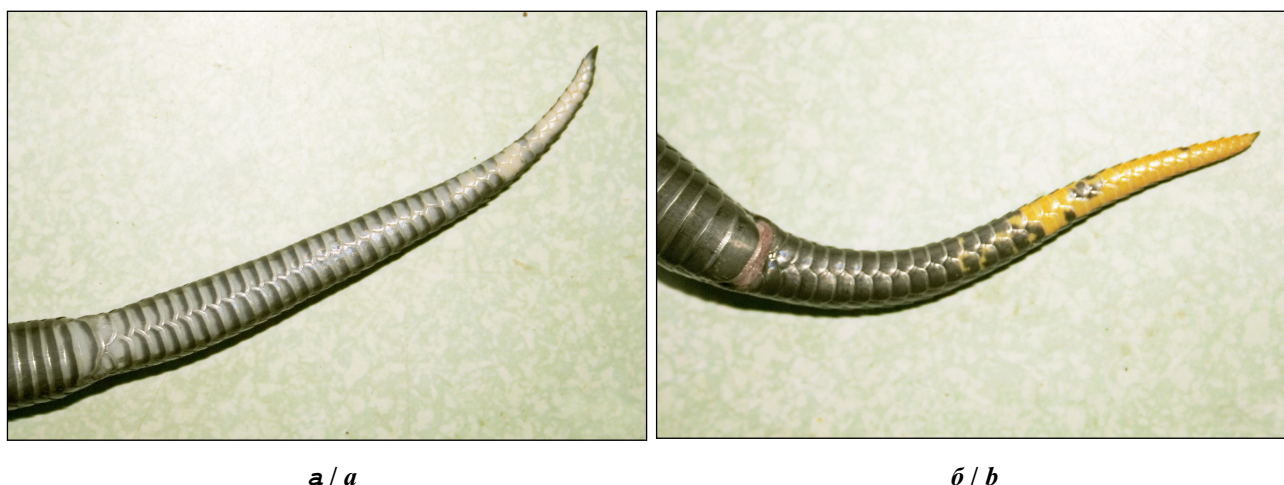
ты из 7 различных мест. Всего было отловлено 118 гадюк, из них 84 особи составили самцы и 34 – самки (табл. 1).

Пол определялся по внешним морфологическим признакам: самцы в связи с расположением гемипенисов имеют более толстую переднюю часть хвоста; у самок же хвост за анальным отверстием сразу начинает сужаться (рис. 1). Этот способ требует наличия опыта у исследователей и не причиняет вреда животным.

У отловленных змей измерялись: *L.* – длина туловища (от кончика морды до переднего края клоакального отверстия), *L.cd.* – длина хвоста (от

переднего края клоакального отверстия до кончика хвоста), *L.cm.* – длина головы (от кончика морды до заднего края последнего верхнегубного щитка), *L.at.cm.* – наибольшая ширина головы, *L.at.m.* – ширина головы на уровне глаз (между внешними краями надглазничных щитков), *L.pil.* – длина пилеуса (от кончика морды до заднего края теменных щитков), *L.m.* – длина морды (от переднего края глаза до кончика морды). Измеренные змеи возвращались в среду своего обитания.

Для ответа на первый вопрос, существует ли половой диморфизм в морфометрических признаках гадюк, проводился ковариационный анализ,



a / a

b / b

Рис. 1. Половые различия во внешнем виде хвоста *P. b. nikolskii* с брюшной стороны: *a* – хвост самца с длиной тела в 545 мм (видно, что в передней части хвост утолщается из-за расположения в нём гемипенисов), *b* – хвост самки с длиной тела в 550 мм (хвост за анальным отверстием сразу сужается и не имеет утолщения в своей передней части)

Fig. 1. Sexual differences in the tail appearance of *P. b. nikolskii* on the ventral side: *a* – the tail of a male with a body length of 545 mm (it can be seen that the tail is thickened in the anterior part due to the location of hemipenises in it); *b* – the tail of a female with a body length of 550 mm (the tail immediately narrows behind the anus and has no thickening in its anterior part)

Таблица 2. Ковариационный анализ. Проверка на однородность наклонов регрессий
Table 2. Analysis of Covariance. Checking the homogeneity of the slopes of the regressions

Источник изменчивости / Source of variability	Значимость источника изменчивости, p / Significance of the source of variability, p					
	$Ln(L.cd.)$	$Ln(L.cm.)$	$Ln(L.at.cm.)$	$Ln(L.at.m.)$	$Ln(L.pil.)$	$Ln(L.m.)$
Свободный член / Intercept	0.000	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000
Пол / Sex	0.333	0.041	0.061	0.000	0.300	0.115
$Ln(L.)$	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Пол $\times$ $Ln(L.)$ / Sex $\times$ $Ln(L.)$	0.129	0.032	0.058	0.000	0.244	0.095

где в качестве ковариаты была длина туловища, $L.$, группирующей переменной был пол, а зависимыми переменными были остальные признаки тела – $L.cd.$ – $L.m.$ Для приведения регрессии зависимой переменной от ковариаты к линейному виду все измерения были преобразованы с помощью натурального логарифма. Сначала регрессии проверялись на однородность наклонов между полами. Для признаков, для которых взаимодействие между длиной тела и полом было не значимым, дальше проводился обычный ковариационный анализ. Для признаков, для которых взаимодействие было значимым, выполнялся ковариационный анализ для неоднородных наклонов.

Для выявления морфометрических признаков, вносящих вклад в различие полов, был проведён канонический дискриминантный анализ для исходных (непреобразованных) данных. Был использован метод пошагового включения переменных в модель на основании уровня значимости p для F -критерия.

Все вычисления производились в пакете StatSoft STATISTICA 7.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Проверка наклонов регрессий на однородность показала, что взаимодействие между полом и длиной тела является не значимым для $L.cd.$, $L.at.cm.$, $L.pil.$ и $L.m.$ (табл. 2). Т.е. различия в относительных размерах этих признаков не связаны с размером животного. Напротив, значимые взаимодействия между полом и длиной тела для признаков $L.cm.$ и $L.at.m.$ говорят о том, что половые различия по ним изменяются вместе с изменениями длины тела. Ковариационный анализ для обеих групп признаков показал, что половой диморфизм

Таблица 3. Ковариационный анализ
Table 3. Analysis of Covariance

Источник изменчивости / Source of variability	Значимость источника изменчивости, p / Significance of the source of variability, p			
	$Ln(L.cd.)$	$Ln(L.at.cm.)$	$Ln(L.pil.)$	$Ln(L.m.)$
Свободный член / Intercept	0.000	0.000	0.000	0.000
$Ln(L.)$	0.000	0.000	0.000	0.000
Пол / Sex	0.000	0.621	0.007	0.038

Таблица 4. Ковариационный анализ для неоднородных наклонов регрессий

Table 4. Analysis of Covariance for non-uniform regression slopes

Источник изменчивости / Source of variability	Значимость источника изменчивости, p / Significance of the source of variability, p	
	$Ln(L.cm.)$	$Ln(L.at.m.)$
Свободный член / Intercept	0.000	0.000
$Ln(L.)$	0.000	0.000
Пол / Sex	0.089	0.000

проявляют все признаки, за исключением $L.at.cm.$ и $L.cm.$ (табл. 3, 4).

Модель, полученная при выполнении дискриминантного анализа, показала удовлетворительное разграничение двух полов (Λ Вилкса = 0.385, прил. $F_{3, 88} = 46.95$, $p = 0.000$). Для модели были отобраны три признака: $L.cd.$, $L.$ и $L.at.m.$ (табл. 5). Частная Λ говорит о том, что наибольший вклад в разграничение полов делает $L.cd.$, наименьший – $L.at.m.$ Толерантность и коэффициент детерминации (R^2) для этих двух признаков указывают на их меньшую избыточность (т.е. на их меньшую коррелированность с другими задействованными в анализе признаками) и несколько большую у признака $L.$

Канонический анализ нашёл одну дискриминантную (каноническую) функцию. Её стандартизированные коэффициенты определяют, что наибольший вклад в дискриминантную функцию делают переменные $L.$ и $L.cd.$ (табл. 6). Однако с ней сильнее коррелируют признаки $L.cd.$ и $L.at.m.$ (табл. 7).

Для вычисления значений канонических переменных для каждого наблюдения использовались нестандартизированные коэффициенты:

$$0.03 \times L. - 0.16 \times L.cd. - 0.50 \times L.at.m. + 2.48.$$

Средние значения для дискриминантной функции для самцов и самок говорят о хорошем различии полов (для самцов = -0.68, для самок = 2.30). Их среднее значение (0.81) является константой дискриминации, равноудалённой от центров

Таблица 5. Признаки в модели дискриминантного анализа ($N=92$)

Table 5. Traits in the Discriminant Function Analysis model ($N=92$)

Признак / Trait	Λ Вилкса / Wilks' Λ	Частная Λ / Partial Λ	$F_{1,88}$ -критерий для исключения / $F_{1,88}$ -remove	p	Толерантность / Tolerance	R^2
<i>L.cd.</i>	0.778	0.494	90.16	0.000	0.15	0.85
<i>L.</i>	0.746	0.516	82.67	0.000	0.11	0.89
<i>L.at.m.</i>	0.397	0.968	2.87	0.094	0.17	0.83

двух множеств. Отсюда наблюдения со значениями канонических переменных, меньшими этой величины, классифицируются как самцы, большими, – как самки.

Таблица 6. Стандартизированные коэффициенты дискриминантной функции

Table 6. Standardized coefficients for the Discriminant Function

Признак / Trait	Корень 1 / Root 1
<i>L.cd.</i>	-2.34
<i>L.</i>	2.70
<i>L.at.m.</i>	-0.55
Собственное число / Eigenvalue	1.60
Доля накопленной дисперсии / Cumulative proportion of variance	1.00

Полученная с помощью дискриминантной функции классификация наблюдений показала высокий процент правильной классификации (табл. 8). Расстояние Махаланобиса между полами $D^2 = 8.89$, $F_{3,88} = 46.95$, $p = 0.000$.

Таблица 7. Факторная структура

Table 7. Factor Structure

Признак / Trait	Корень 1 / Root 1
<i>L.cd.</i>	-0.33
<i>L.</i>	0.06
<i>L.at.m.</i>	-0.12

Таблица 8. Результаты классификации особей *P. b. nikolskii*

Table 8. Results of classification of individuals of *P. b. nikolskii*

Пол / Sex	Процент правильной классификации / Correct classification percentage	Самцы / Males, $p = 0.77$	Самки / Females, $p = 0.23$
Самцы / Males	94.81	73	4
Самки / Females	95.45	1	21
Общее / Total	94.95	74	25

Примечание. В строках приводится наблюдаемая классификация, в столбцах – предсказанная классификация.

Note. The rows show the observed classification, the columns show the predicted classification.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Наши результаты показывают, что чёрная лесостепная гадюка проявляет половые различия практически по всем использованным признакам,

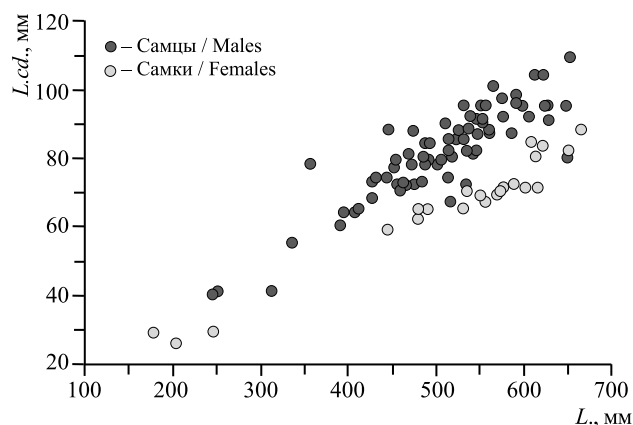


Рис. 2. Распределение особей самцов и самок *P. b. nikolskii* в пространстве признаков *L.cd.* и *L.*

Fig. 2. Distribution of male and female *P. b. nikolskii* individuals in the space of *L.cd.* and *L.*

за исключением наибольшей ширины головы и длины головы. Однако признаки можно разделить на те, которые по отношению друг к другу сохраняют половой диморфизм на протяжении всего роста змей, и те, половой диморфизм которых по отношению друг к другу меняется с размерами тела. К первой группе относятся длина хвоста, длина пилеуса и длина морды, ко второй – ширина головы на уровне глаз. Собственно длина хвоста у гадюковых змей является признаком, который устойчиво показывает большие значения у самцов, чем у самок (Островских, 2006; Lucchini et al., 2020; Silva et al., 2017; Tamagnini et al., 2018; Tomović et al., 2002). Отсюда в предлагаемых индексах для определения пола (Табачишин и др., 2007) этот признак является основным измерением.

Сопоставление результатов ковариационного анализа с результатами дискриминантного анализа говорит о том, что, несмотря на существование половых

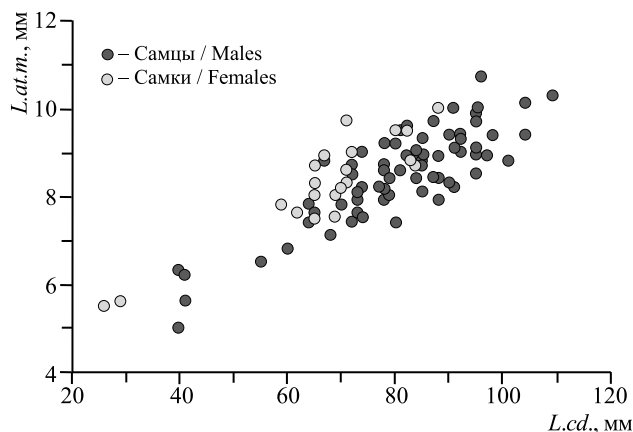


Рис. 3. Распределение особей самцов и самок *P. b. nikolskii* в пространстве признаков *L.at.m.* и *L.cd.*

Fig. 3. Distribution of male and female *P. b. nikolskii* individuals in the space of *L.at.m.* and *L.cd.*

различий практически по всему комплексу признаков, основной вклад в различение полов вносят лишь два: длина хвоста и ширина головы на уровне глаз. У чёрной лесостепной гадюки длина хвоста, как и у других гадюковых змей, хорошо различает два пола: у змей с одинаковой длиной тела самцы практически всегда будут иметь более длинный хвост (рис. 2). В нашем случае этот признак вносит наибольший вклад в дискриминант-

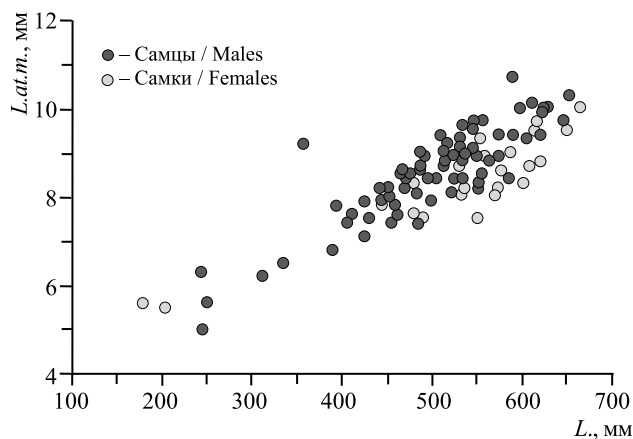


Рис. 4. Распределение особей самцов и самок *P. b. nikolskii* в пространстве признаков *L.at.m.* и *L.*

Fig. 4. Distribution of male and female *P. b. nikolskii* individuals in the space of *L.at.m.* and *L.*

ную функцию. Различение полов усиливает ширина головы на уровне глаз: при одинаковой длине хвоста ширина головы на уровне глаз часто больше будет у самок (рис. 3). Но с учетом половых различий в длине хвоста картина половых различий в ширине головы на уровне глаз усложняется, т.е. наблюдается изменение полового диморфизма признака в зависимости от размера змеи (рис. 4), что выявил ковариационный анализ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Островских С. В. 2006. Изменчивость внешней морфологии восточной степной гадюки – *Vipera (Peliias) renardi* на Северо-Западном Кавказе // Современная герпетология. Т. 5/6. С. 61 – 70.
- Табачишин В. Г., Завьялов Е. В., Мосияш С. С., Табачишина И. Е. 2007. Использование дополнительных признаков в прижизненном определении пола у гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*) // Современная герпетология. Т. 7, вып. 1/2. С. 111 – 116.
- Bakiev A. G., Böhme W., Joger U. 2005. *Vipera (Peliias) [berus] nikolskii* Vedmederya, Grubant und Rudaeva, 1986 – Waldsteppenotter // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/IIB : Schlangen (Serpentes) III. Viperidae. Wiebelsheim : AULA-Verlag. S. 293 – 309.
- Lucchini N., Kaliontzopoulou A., Val G. A., Martínez-Freiri aF. 2020. Sources of intraspecific morphological variation in *Vipera seoanei*: Allometry, sex, and colour phenotype // Amphibia-Reptilia. Vol. 42, iss. 1. P. 1 – 16. <https://doi.org/10.1163/15685381-bja10024>
- Milto K. D., Zinenko O. I. 2005. Distribution and morphological variability of *Vipera berus* in Eastern Europe // Herpetologia Petropolitana : Proceeding of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. Saint Petersburg: Zoological Institute of Russian Academy of Sciences. P. 64 – 73.
- Silva F. M., Oliveira L. S., Souza Nascimento L. R., Machado F. A., Costa Prudente A. L. 2017. Sexual dimorphism and ontogenetic changes of Amazonian pit vipers (*Bothrops atrox*) // Zoologischer Anzeiger. Vol. 271. P. 15 – 24. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2017.11.001>
- Tamagnini D., Stephenson J., Brown R. P., Meloro C. 2018. Geometric morphometric analyses of sexual dimorphism and allometry in two sympatric snakes : *Natrix helvetica* (Natricidae) and *Vipera berus* (Viperidae) // Zoology. Vol. 129. P. 25 – 34.
- Tomović L., Radojčić J., Dzukić G., Kalezić M. L. 2002. Sexual dimorphism of the Sand viper (*Vipera ammodytes* L.) from the Central Part of Balkan Peninsula // Russian Journal of Herpetology. Vol. 9, № 1. P. 69 – 76.

Sexual differences in the morphometric traits of the black forest-steppe viper, *Pelias berus nikolskii* (Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986) (Viperidae, Reptilia), from the Voronezh region

M. V. Ushakov

*Galich'ya Gora Nature Reserve, Voronezh State University
Donskoye village, Zadonsky district, Lipetsk region 399240, Russia*

Article info

Original Article

<https://doi.org/10.18500/1814-6090-2022-22-1-2-40-45>

Received 17 October 2021,
revised 12 December 2022,
accepted 22 December 2021

Abstract. We studied sexual dimorphism in the black forest-steppe viper, *Pelias berus nikolskii* (Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986), inhabiting the Voronezh region. From 2008 to 2017, 118 snakes were captured, of which 84 were males and 34 were females. Body length, tail length, and five head measurements were taken from the individuals was calculated. Analysis of Covariance showed that males and females differed in all traits except the greatest width of the head and head length. Traits can also be subdivided into those with respect to each other that retain sexual dimorphism throughout the growth of the snakes, and those whose sexual dimorphism with respect to each other varies with body size. Discriminant Analysis showed that tail length makes the main contribution to the gender distinction: with the same body length, tail length will almost always be greater in males than in females. The width of the head at the eye level is of less importance: with the same tail length, the width of the head at the eye level will often be greater in females.

Keywords: reptiles, Viperidae, forest-steppe adder, Nikolsky's adder, *Pelias berus nikolskii*, morphology, sexual dimorphism

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0)

For citation: Ushakov M. V. Sexual differences in the morphometric traits of the black forest-steppe viper, *Pelias berus nikolskii* (Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986) (Viperidae, Reptilia), from the Voronezh region. *Current Studies in Herpetology*, 2022, vol. 22, iss. 1–2, pp. 40–45 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2022-22-1-2-40-45>

REFERENCES

Ostrovskikh S. V. Morphological variability of Eastern Meadow Viper – *Vipera (Pelias) renardi* in the North-Western Caucasus. *Current Studies in Herpetology*, 2006, vol. 5–6, pp. 61–70 (in Russian).

Tabachishin V. G., Zavialov E. V., Mosiyash S. S., Tabachishina I. E. Extra attribute usage in lifetime sex detection of Forest-steppe viper (*Vipera nikolskii*). *Current Studies in Herpetology*, 2007, vol. 7, iss. 1 – 2, pp. 111–116 (in Russian).

Bakiev A. G., Böhme W., Joger U. *Vipera (Pelias) [berus] nikolskii* Vedmederya, Grubant und Rudaeva, 1986 – Waldsteppenotter. In: *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/IIB: Schlangen (Serpentes) III. Viperidae*. Wiebelsheim, AULA-Verlag, 2005, S. 293–309.

Lucchini N., Kaliontzopoulou A., Val G. A., Martínez-Freiria F. Sources of intraspecific morphological variation in *Vipera seoanei*: Allometry, sex, and colour phenotype. *Amphibia–Reptilia*, 2020, vol. 42, iss. 1, pp. 1–16. <https://doi.org/10.1163/15685381-bja10024>

Milto K. D., Zinenko O. I. Distribution and morphological variability of *Vipera berus* in Eastern Europe. *Herpetologia Petropolitana: Proceeding of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. Saint Petersburg, Zoological Institute of Russian Academy of Sciences Publ., 2005, pp. 64–73.

Silva F. M., Oliveira L. S., Souza Nascimento L. R., Machado F. A., Costa Prudente A. L. Sexual dimorphism and ontogenetic changes of Amazonian pit vipers (*Bothrops atrox*). *Zoologischer Anzeiger*, 2017, vol. 271, pp. 15–24. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2017.11.001>

Tamagnini D., Stephenson J., Brown R. P., Meloro C. Geometric morphometric analyses of sexual dimorphism and allometry in two sympatric snakes: *Natrix helvetica* (Natricidae) and *Vipera berus* (Viperidae). *Zoology*, 2018, vol. 129, pp. 25–34.

Tomović L., Radojčić J., Džukić G., Kalezić M. L. Sexual dimorphism of the Sand viper (*Vipera ammodytes* L.) from the Central Part of Balkan Peninsula. *Russian Journal of Herpetology*, 2002, vol. 9, no. 1, pp. 69–76.

✉ Corresponding author. Galich'ya Gora Nature Reserve, Voronezh State University, Russia.

ORCID and e-mail address: Michail V. Ushakov: <https://orcid.org/0000-0001-6615-7041>, ushakov@dev-reserve.vsu.ru.