



Издатель

ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»
Российская Федерация, г.Петрозаводск, пр.Ленина,33

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

№ 1 (43). Март, 2022

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов
Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. М. Макаров

Редакционная коллегия

Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
J. P. Kurhinen
А. Ю. Мейгал
J. B. Jakovlev
В. Krasnov
А. Gugotek
В. К. Шитиков
В. Н. Якимов

Службы поддержки

А. Г. Марахтанов
Е. В. Голубев
С. Л. Смирнова
Н. Д. Чернышева
М. Л. Киреева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33. Каб. 453

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>





УДК 598.115.33; 574.9

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЗМЕЙ СЕМЕЙСТВА ГАДЮКОВЫХ VIPERIDAE В КАЗАХСТАНЕ И МОДЕЛИРОВАНИЕ ИХ ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ АРЕАЛОВ

ЗИМА

Юлия Александровна

РГП на ПХВ «Институт зоологии» Министерства образования
и науки Республики Казахстан, zimay@mail.ru

ФЕДОРЕНКО

Василий Александрович

РГП на ПХВ «Институт зоологии» Министерства образования
и науки Республики Казахстан, arthey@mail.ru

Ключевые слова:

Viperidae
Vipera renardi
Vipera berus
Gloydius halys
распространение
ареал
моделирование
Казахстан

Аннотация: Для трех видов змей семейства гадюковых – восточной степной гадюки (*Vipera renardi*), обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) и обыкновенного щитомордника (*Gloydius halys*) выполнен анализ литературных источников, коллекционных материалов, электронных ресурсов, а также личных и опросных сведений. На основе этих данных произведен расчет потенциального ареала видов методом максимальной энтропии в программе Maxent. Данными для экстраполяции послужили ряд биоклиматических переменных, карты высотности, растительности, а также влажности и типов почв. Для минимизации перекоса модели в сторону наиболее исследованных территорий собранные точки находок по каждому виду прореживались с радиусом 25 км. На первом этапе моделирование выполнено с использованием всех факторов окружающей среды, после чего произведена оценка корреляции этих факторов и оценка их вклада в построение модели. На втором этапе произведено повторное моделирование с исключением высококоррелирующих факторов и факторов, внесших нулевой вклад в построение первой модели. Полученные в результате просчета растровые модели вероятности присутствия видов переведены в монохромный режим с отсечением областей с индексами пригодности среды обитания ниже порогового. На основе исходных данных реального нахождения каждого из видов и сопоставления их с полученными моделями для территории Казахстана и ближайших сопредельных территорий построены консенсусные ареалы степной гадюки, обыкновенной гадюки и обыкновенного щитомордника.

Рецензент: А. Г. Бакиев

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 01 февраля 2022

Подписана к печати: 24 марта 2022

Введение

На территории Казахстана установлено обитание трех видов змей семейства гадюковых Viperidae Laurenti, 1768: обыкновенной гадюки *Vipera berus* (Linnaeus, 1758), восточной степной гадюки *Vipera renardi* (Christoph, 1861) и обыкновенного щитомордника *Gloydius halys* (Pallas, 1776) (Дуйсебаева, 2010). В данной работе таксон алтайская гадюка *Vipera altaica* Tuniyev, Nilson et Andren, 2010 рассматривается в составе восточной степной гадюки *Vipera renardi* ввиду их слабой генетической (Zinenko et al., 2015; Freitas et al., 2020) и спорной морфологической дифференциации. Вид *Gloydius halys* рассматривается в широком смысле, включая в себя таксоны: *G. h. caraganus*, *G. h. caucasicus*, *G. h. halys*, *G. h. ubsunurensis*. Некоторые авторы предлагают повысить статус *G. h. caraganus* и *G. h. caucasicus* до уровня вида, первого на основе симпатрического его обитания с *G. h. halys* на значительной части своего ареала (Орлов, Барабанов, 1999), второго – на основе молекулярных исследований и морфологических отличий (Asadi et al., 2019). Однако для *G. h. caraganus* никаких фактов наличия симпатрии не приводится, а для *G. h. caucasicus* биологический аспект не рассматривается вовсе. Кроме того, разграничить разные формы щитомордника в литературных источниках в подавляющем большинстве случаев невозможно. Все эти виды ядовиты и потенциально опасны для человека, поэтому понимание их распространения в республике имеет большое практическое значение.

Восточная степная гадюка широко распространена от Украины на западе до Алтая и Синьцзяня на востоке. На север граница ее распространения доходит примерно до 55-й параллели, а южная граница проходит по югу Украины, предгорьям Главного Кавказского хребта, центральному Казахстану, в восточной части ареала смещаясь на юг до предгорьев Тянь-Шаня и северной части Гиссаро-Алайской горной системы (Банников, 1977; Ананьева и др., 2004; Sindaco et al., 2013; Zinenko et al., 2015).

В Казахстане восточная степная гадюка обитает на большей части республики, исключая песчаные пустыни, высокогорья и лесные массивы. Предпочитает низкотравные степи, придерживаясь открытых или не сильно заросших кустарниками участков и избегая при этом чрезмерно влажных мест. На равнинах обитает в том числе на солон-

цах и такырах, но пухлые или влажные солончаки обходит. На юге страны в предгорьях занимает глинистые хорошо прогреваемые склоны холмов и сухих ущелий, не поднимаясь выше 1700 м над ур. м. На востоке в предгорьях и по низкогорьям встречается по логам и ущельям на высотах до 1200 м над ур. м. Особенностью биологии степной гадюки является ее очаговое распределение, которое в отдельных регионах носит особенно выраженный характер. При этом некоторые подобные очаги в Казахстане известны уже более 60 лет (Буланов, 1948; Карпенко, 1958, 1970; Фомина, 1966; Зима, 2011).

Обыкновенная гадюка населяет большую часть бореального климатического пояса Евразии. Западная часть ее ареала занимает практически всю Европу, за исключением горных районов Пиренейского, Балканского и Апеннинского полуостровов, а восточная на территории СНГ достигает примерно 122-го меридиана. В европейской части России северная граница ареала доходит до Кольского п-ова и берегов Баренцева моря, а по Сибири пересекает тайгу примерно по 62-й параллели. Южная граница ареала совпадает с границей распространения лесов горных хребтов Урала, Казахстанского, Китайского и Монгольского Алтая, а также Саян и Станового Нагорья (Банников, 1977; Ананьева и др., 2004; Sindaco et al., 2013; Sillero et al., 2014).

В Казахстан обыкновенная гадюка заходит только краем ареала и населяет влажные горные леса и лесостепи Алтая на северо-востоке республики, поднимаясь до 2400 м над ур. м. Тяготеет к озерам, заливаемым лугам, речным долинам и заболоченным местам. Встречается на открытых прогреваемых высокотравных полях, особенно используемых под сенокос, а также альпийских лугах и травянистых склонах. В лесах живет по опушкам, перелескам и разреженным участкам с богатым третьим и четвертым растительным ярусом, избегая при этом темных глухих массивов.

Ареал **обыкновенного щитомордника** целиком лежит в Азии, от Западного Казахстана, Азербайджана и Северного Ирана на западе, через Центральную Азию, Китай и Монголию примерно до 130-го меридиана на востоке. Северная граница проходит от северного предела Прикаспийской низменности, через Центральный Казахстан, Алтай и юг Сибири, до западного берега оз. Байкал. На юге ареал щитомордника ограничивается кривой от Северного Ирана через

Туркмению, Узбекистан, северный Афганистан, северную границу пустыни Такла-Макан до Маньчжурии (Conant, 1982; Банников, 1977; Алекперов, 1978; Ананьева и др., 2004; Sindaco et al., 2013; Sillero et al., 2014).

В Казахстан заходит северо-западный край ареала вида. Здесь щитомордник обитает южнее 49–51 широт, за исключением северо-восточной части песков Кызылкум, центральных Мойынкум и некоторых участков северного Прибалхашья. Обыкновенный щитомордник населяет разнообразные ландшафты от открытых и закрепленных песков до альпийских лугов на высоте 3000 м над ур. м. В горной местности предпочтение отдает сухим каменистым склонам и заросшим скальным выходам, а на равнине – участкам, покрытым разреженной растительностью, с наличием дернин и кустарников.

Распространение рассматриваемых трех видов змей в масштабе всего ареала хорошо изучено. Однако в пределах одной страны границы их ареалов существенно огрублены, а имеющиеся подробные карты, отражающие их распространение в Казахстане, устарели.

Для степной гадюки наиболее ранняя карта распространения приводится в определителе П. В. Терентьева и С. А. Чернова (1949), где показан ареал вида, в пределах Казахстана охватывающий практически всю территорию республики. Чуть позже в своей монографии К. П. Параскив (1956), обобщая итоги многолетних исследований первой половины XX в., дает более детализированную карту. В этой работе он указывает немногим более 50 точек нахождения степной гадюки и проводит границы ее распространения в Казахстане. Спустя 20 лет в общей сводке по территории СССР А. Г. Банников с соавторами (1977) для Казахстана приводят свои точки, при этом полностью игнорируют данные К. П. Параскива (но включая его работу в список литературы), границу ареала в Казахстане, тем не менее, проводя примерно так же, как указанный автор. В более современных работах приводятся либо ареалы, по большей части соответствующие представлениям К. П. Параскива и А. Г. Банникова с соавторами, но еще более огрубленные (Ананьева и др., 2004), либо даются совсем абстрактные и неверные карты (David, Vogel, 2010; Gvoždík et al., 2012). В наиболее современной работе Р. Синдако с соавторами (2013) ареал и конкретные точки находок не приводятся, а дается карта поквadratного

нахождения вида на сетке в один на один градус. При этом пустые квадраты означают отсутствие данных из этих мест, а не фактическое отсутствие вида.

Данные об ареале обыкновенной гадюки в Казахстане противоречивы. В работе П. В. Терентьева и С. А. Чернова (1949) приводится карта ее распространения для территории всего СССР, из которой видно, что ареал обыкновенной гадюки охватывает всю северо-восточную часть Казахстана. К. П. Параскив (1956) «сужает» этот ареал точками находок, его границы при этом условно показывая пунктиром. А. Г. Банников с соавторами (1977) не учитывают немногочисленные точки К. П. Параскива и указывают свои по северу республики, при этом проводя границу ареала без опоры на пункты находок с территории Казахстана. В последующих работах граница ареала вида отображается в разной степени охватывающей весь север и восток республики (Ананьева и др., 2004; David, Vogel, 2010). Р. Синдако с соавторами (2013) указывают не только районы, подтвержденные находками, то есть территорию казахстанского Алтая, но и нахождение вида в двух квадратах близ г. Актобе, довольно далеко отстоящих как от известных находок в России, так и от более-менее крупных лесных массивов.

По обыкновенному щитоморднику картина в общем схожа с таковой для степной гадюки. П. В. Терентьев и С. А. Чернов (1949) приводят укрупненный ареал вида. К. П. Параскив (1956) значительно уточняет его, указывая более 60 точек находок, и проводит северную границу ареала щитомордника в Казахстане. На карте А. Г. Банникова (Банников и др., 1977) для этого вида есть несколько совпадений с точками К. П. Параскива, однако значительная часть его данных вновь не учитывается. Кроме того, А. Г. Банников с коллегами проводят южную границу ареала щитомордника, не соответствующую известному на тот момент представлению о распространении вида, исключая из него территории Южного Прибалхашья, Бетпак-Далы, гор Каратау, а также всю территорию пустынь Мойынкум и Кызылкум. Стоит отметить, что подобная ситуация наблюдается не только в отношении монографии Параскива – многочисленные точки находок (щитомордника и степной гадюки) в работе И. Д. Яковлевой (1964) по Киргизии также оставлены А. Г. Банниковым с соавторами без внимания. Позже распространение щитомордника уточняется в обобщающей статье Р. А. Кубы-

кина и З. К. Брушко (Kubykin, Brushko, 1998), в которой приводится большое число пунктов находок с их описанием. Ареалы в нескольких более современных источниках не отличаются высокой детализацией (Ананьева и др., 2004; David, Vogel, 2010). В атласе Р. Синдако с соавторами (2013) все эти данные отражены на сетке нахождения вида в виде квадратов.

Настоящая работа ставит задачу обобщить имеющиеся данные по распространению трех видов гадюковых змей (Viperidae) и отразить их актуальные ареалы на территории Казахстана. Но поскольку изученность различных регионов неоднородна, то изображение ареала, построенное только по точкам находок, не может быть полным. В этом случае требуется экспертная оценка пригодности для обитания вида того или иного пункта по параметрам окружающей среды. Но если внутри сплошного ареала вид населяет территорию относительно равномерно и необследованные пространства между пунктами фактических находок могут быть «закрыты» за счет экстраполяции по пригодным для вида факторам, то на его периферии эти факторы уже не столь очевидны. Все это требует от исследователя глубоких знаний экологии и образа жизни животного, его связи со средой обитания, а также умения находить надежные индикаторы присутствия вида (Тупикова, Комарова, 1979). Поэтому для оценки пригодности различных территорий для обитания видов и, как результат, создания гипотезы о распространении этих видов было произведено моделирование потенциальных ареалов посредством программы Maxent. При этом полученные потенциальные ареалы могут существенно отличаться от фактических вследствие ряда причин и поэтому должны быть использованы только как дополнительная информация при анализе. Тем не менее в настоящее время подобная методика довольно широко применяется (Лисовский, Оболенская, 2014; Некрасова, Титар 2014; Groff et al., 2014; Wang et al., 2015; Кропачев, Орлов, 2017; Тупиков, Украинский, 2016; Огурцов, 2019 и др.).

Материалы

Для построения актуальных ареалов обыкновенной и восточной степной гадюк, а также обыкновенного щитомордника был проанализирован значительный объем литературы (Паллас, 1773; Pallas, 1799; Аленцин, 1876; Никольский, 1887, 1899, 1916;

Кашченко, 1899, 1909; Елпатьевский, 1907; Сидоров, 1925; Кашкаров, 1928, 1935; Шнитников, 1928; Селевин, 1935; Бартенев, 1938; Пестинский, 1939; Рузский, 1946; Чернов, 1947; Шульпин, 1948; Попов, Лукин, 1949; Ишунин, 1950; Папоротный, 1950; Динесман, Калецкая, 1952; Коваленко, 1952; Динесман, 1953; Крень, 1953; Чельцов-Бebutов, 1953; Чернов, 1954; Андрушко, 1955; Антипин, 1955; Костин, 1956; Параскив, 1956; Шилов, 1956; Шилова, 1956; Карпенко, 1958, 1970; Смирин, 1959; Чернов, 1959; Богданов, 1960; Параскив, Бутовский, 1960; Богданов, 1961; Смирновский, 1961, 1963; Шилов, 1961а, 1961б; Яковлева, 1964; Богданов, 1965, 1970; Гагина, Скалон, 1965; Бердибаева, 1966; Лесняк, 1966; Марков и др., 1966; Фомина, 1966; Алекперов, 1970, 1978; Ваккер, 1971; Алиев, 1973; Гражданкин, 1973; Топоркова, 1973; Бердибаева, 1974, 1981; Кубыкин, 1975; Попудина, 1976; Великанов, 1977; Раджабов и др., 1978; Саид-Алиев, 1979; Боркин, Ильяшенко, 1981; Киреев, 1981; Куранова, Колбинцев, 1981; Лада, 1981; Окулова, 1981; Царук, 1981; Шаммаков, 1981; Шебзухова, 1981; Брушко, 1983; Гаранин, 1983; Яковлев, 1984; Атаев, 1985; Куранова, Зинченко, 1985; Орлова, Тэрбиш, 1986; Семенов, Шенброт, 1986; Малманов, 1987; Голубев, 1989, 1990; Зинченко, Зинченко, 1990; Gloyd, Conant, 1990; Березовиков, 1994; Чибилев, 1995; Ананьева и др., 1997; Kubykin, Brushko, 1998; Яковлев, 1999; Zhao et al., 1999; Брем, 2000; Еремченко и др., 2000; Соколов, 2001; Nilson, Andren, 2001; Бакиев и др., 2002; Брагина, Брагина, 2002; Дуйсебаева, 2002; Накаренко, 2002; Табачишина и др., 2002; Березовиков и др., 2003; Вашетко и др., 2003; Доценко, 2003; Кубыкин, 2003; Пестов, 2003; Ждокова, 2003а, 2003б; Бакиев и др., 2004; Гаранин и др., 2004; Бекенов и др., 2005; Дуйсебаева, 2005; Завьялов и др., 2006; Кассал, 2006; Колобаев, 2006; Прокопов, 2006; Шутова, 2006; Андриющенко, 2007; Ведмедеря и др., 2007; Вершинин, 2007; Головцов, 2007; Милько, Панфилов, 2007; Табачишина и др., 2007; Вознийчук, Куранова, 2008; Котлов, 2008; Петрова и др., 2008; Симонов, 2008; Бакиев и др., 2009; Пестов, Сараев, 2009; Дуйсебаева и др., 2010; Колбинцев, 2010; Куранова и др., 2010; Сараев, Пестов, 2010; Ткаченко и др., 2010; Le Neve et al., 2010; Павлов и др., 2011; Пестов и др., 2011; Нуриджанов, 2012; Дебело, Чибилев, 2013; Макарова, Маленев, 2013; Боркин и др., 2014; Кропачев, 2014; Помазенко, Табачишин, 2014; Zinenko et al., 2015; Абдураупов и др., 2015; Бакиев

и др., 2015; Боркин, Литвинчук, 2015; Давлетбаков и др., 2015; Петров, Крымов, 2016; Хамитов, 2016; Shi et al., 2016; Ахмеденов и др., 2017; Ахмеденов и др., 2017; Брагина, Брагин, 2017; Кропачев, Орлов, 2017; Фролова, Гапонов, 2017; Яковлев, 2017; Ахмеденов, Абуова, 2018; Бондаренко, Перегонцев, 2018; Нуриджанова и др., 2019; Tabachishin, Yermokhin, 2019). Кроме того, использованы коллекционные материалы (Зоологический музей Зоологического института Российской академии наук, Зоологический музей Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова, Зоологический музей Национального исследовательского Саратовского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского, Зоологический музей Томского государственного университета, Коллекция Института зоологии Комитета науки Министерства образования и науки Республики Казахстан, Биологический музей Казахского национального университета им. аль-Фараби, Институт зоологии Академии наук Республики Узбекистан, Natural History Museum, Cromwell Road, London), интернет-ресурсы (baike.baidu.com, bepeak.livejournal.com/ 39635.html, danieljablonski.com, facebook.com, herptyumen.narod.ru, inaturalist.org, priirtyshje.kz, reptilia.club, tourblogger.ru, vk.com, wildlife.kg, wildlife.kg, youtube.com), использованы опросные сведения (имена указаны в разделе «Благодарности»), а также неопубликованные личные данные ряда исследователей (З. К. Брушко, Р. А. Кубыкина, К. П. Параскива, М. И. Фоминой) и собственные полевые наблюдения, выполненные в период с 2006 по 2020 г. Для локаций, точные координаты к которым в литературе, коллекциях или опросных данных не приводились, координаты точек определялись по картам и спутниковым снимкам в соответствии с текстовым (или словесным) описанием в наиболее подходящих для конкретного вида биотопах. Сбор точек находок проводился не только для Казахстана, но и для сопредельных территорий.

Общее количество точек, использованных в работе, по восточной степной гадюке составило 928 местонахождений из различных локаций (из них 582 для территории Казахстана), по обыкновенной гадюке – 821 местонахождение (из них 75 для Казахстана), по обыкновенному щитоморднику – 896 местонахождений (из них 518 для Казахстана).

Методы

Моделирование и отрисовка карт. Карта

для нанесения точек создавалась с привязкой к географическим координатам и для ее отрисовки использовалась программа QGIS (Quantum GIS) версии 2.18.2. Географической подложкой послужил ряд векторных и растровых слоев, наложенных один поверх другого, это: карта границ стран, доступная на сайте Thematic Mapping API (http://thematicmapping.org/downloads/world_borders.php); карты рельефа для разных стран, взятые из набора данных от Consortium for Spatial Information (CGIAR-CSI) (<http://srtm.csi.cgiar.org>); карты нормализованного разностного индекса растительности NDVI со спутника SPOT-VEGETATION (коллекция S10 NDVI), предоставляемые научно-исследовательской организацией VITO (<http://www.vito-eodata.be/PDF/portal/Application.html#Home>); карта водных объектов, распространяемая компанией Esri, Garmin International, Inc. (formerly DeLorme Publishing Company, Inc.) (<https://www.arcgis.com/home/item.html?id=e750071279bf450bd510454a80f2e63>); карты рек Digital Chart of the World для разных стран, доступные на сайте Diva-GIS (<http://www.diva-gis.org/gdata>).

Для изображения моделей ареалов в их подложке карта рельефа и карта NDVI не использовались, чтобы исключить наложения цветов.

Моделирование выполнено методом максимальной энтропии (Phillips et al., 2004, 2006; Phillips, Dudik, 2008) с использованием географических информационных систем (ГИС-технологии). В настоящее время метод максимальной энтропии является одним из наиболее эффективных для моделирования потенциального распространения видов при наличии данных об их присутствии (Giovanelli et al., 2007; Elith et al., 2006, 2011). Расчет реализован в программе Maxent версии 3.4.1. Программа на основе набора растровых слоев параметров окружающей среды и точек (с географической привязкой) нахождения вида статистически рассчитывает распределение вероятностей его присутствия и возвращает результат в виде растрового изображения, где каждой ячейке соответствует значение предсказанного индекса пригодности условий среды для данного вида.

В качестве исходных материалов для моделирования использованы собранные точки находок. Из-за неравномерной исследованности территории и, как результат, большей концентрации точек присутствия вида

в наиболее доступных для исследователей местах в расчетную выборку Maxent в большом количестве попадают точки, которым соответствуют близкие параметры окружающей среды. Это может создавать перекося модели в сторону наиболее исследованных территорий. Для оценки степени этого перекося были проведены предварительные расчеты по всем точкам, а также при их разреживании с радиусом 1 км, 5 км, 10 км и 25 км. Результаты расчетов показали, что при моделировании по всем исходным точкам в отдельных районах с малым количеством пунктов находок (но при их достоверном

наличии) модели показывали очень низкое значение пригодности. В то время как области с большим скоплением точек резко выделялись максимальной пригодностью. Для минимизации этого эффекта точки прореживались с радиусом в 25 км, при котором результат выглядит наиболее «равномерным». Разреживание выполнено в программе ArcGIS, версия 10.4.1, при помощи набора инструментов SDM Toolbox, версия 1.1. Данными для экстраполяции послужили слои параметров окружающей среды, приведенные в табл. 1.

Таблица 1. Переменные факторов окружающей среды, использованные для моделирования

Условный шифр	Описание
ELEV	Карта рельефа, скомпонованная из карт высотности для разных стран, взятых из набора данных от Consortium for Spatial Information (CGIAR-CSI) (http://srtm.csi.cgiar.org)
VEG3 – VEG8	Карты нормализованного разностного индекса растительности NDVI для месяцев с марта по август (2013–2014 гг.) со спутника SPOT-VEGETATION (коллекция S10 NDVI), представленные научно-исследовательской организацией VITO (http://www.vito-eodata.be/PDF/portal/Application.html#Home)
BIO1 – BIO19	Биоклиматические переменные WorldClim Version 2: ср. год. т-ра (BIO1), ср. мес. суточная амплитуда т-ры (BIO2), изотермичность ((BIO1/ BIO7)*100) (BIO3), сезон. т-ра (стандарт. отклон-е *100) (BIO4), макс. т-ра наиболее тепл. мес. (BIO5), мин. т-ра наиболее холод. мес. (BIO6), год. амплитуда колеб. т-р (BIO5 – BIO6) (BIO7), ср. т-ра наиболее влаж. квартала (BIO8), ср. т-ра наиболее сух. квартала (BIO9), ср. т-ра наиболее тепл. квартала (BIO10), ср. т-ра наиболее холод. квартала (BIO11), год. кол-во осадков (BIO12), кол-во осадков в наиболее влаж. мес. (BIO13), кол-во осадков в наиболее сух. мес. (BIO14), сезонность выпадения осадков (коэф. изменчивости) (BIO15), кол-во осадков в наиболее влаж. квартал (BIO16), кол-во осадков в наиболее сух. квартал (BIO17), кол-во осадков в наиболее тепл. квартал (BIO18), кол-во осадков в наиболее хол. квартал (BIO19)
TMIN1 – TMIN12 TMEAN1 – TMEAN12 TMEAN1 – TMEAN12 TMAX1 – TMAX12 PREC1 – PREC12	Помесячные климатические карты WorldClim Version 2, в разрешении 30 сек. (~1 km ²): минимальных температур (TMIN), средних температур (TMEAN), максимальных температур (TMAX), количества осадков (PREC)) (http://worldclim.org)
SWI_TC SWI_WF	Карты индекса влажности почвы (Soil Water Index, SWI) (топографическая (SWI_TC) и доля заболоченности (SWI_WF)) вер. 1.0.1, предоставляемые службой "Copernicus Global Land Service" (CGLS) (https://land.copernicus.eu/global/products/swi)
SOIL_SAND SOIL_CLAY SOIL_SILT SOIL_CRSE SOIL_BULK	Карты типов почвы (содержание песка (SOIL_SAND), содержание глины (SOIL_CLAY), содержание ила (SOIL_SILT), содержание грубых фрагментов (CRSE) и мелкоземлистость (у поверхности) (SOIL_BULK)), доступные на портале SoilGrids, поддерживаемом службой ISRIC – World Soil Information (https://soilgrids.org)

Всего был использован 81 слой параметров окружающей среды. Для моделирования в программе Maxent слои были приведены к единому (аналогичному слою BIO1) размеру и разрешению (размеру ячейки 0.0083, методом изменения разрешения Nearest) и обрезаны до квадрата с координатами 34–58° с. ш., 41–95° в. д. в программе ArcGIS.

Программа Maxent настраивалась следующим образом. В параметрах на главном интерфейсе программы оставлено на автомате использование всех классов числовых признаков (Auto features), поскольку в просчете участвуют более 80 точек присутствия вида (Merow et al., 2013). Представление выходного результата выбрано с дважды логарифмическим преобразованием (cloglog). В настройках включена генерация случайной выборки (Random seed), а число повторений методом перекрестной проверки (Crossvalidate) задано равным 100. Таким образом, программа по исходным данным на основании случайной выборки просчитывает модель 100 раз и затем рассчитывает итоговую медианную модель. В дополнительных настройках количество итераций изменено на максимальное 5000, чтобы позволить модели достичь конвергенции (Stohlgren et al., 2011). По каждому виду рептилий расчет модели выполнялся отдельно.

Моделирование производилось в несколько этапов. На первом этапе выполнен просчет потенциальных ареалов в программе Maxent по максимальному количеству

слоев (81 слой) параметров окружающей среды, перечисленных в табл. 1. В результате, помимо растровой модели потенциального ареала, получена таблица вклада каждой переменной в построение модели. Однако среди большого количества исходных переменных факторов окружающей среды отдельные переменные могут в значительной степени коррелировать, что, в свою очередь, может приводить к завышенным значениям предсказанной пригодности условий для вида (Jueterbock et al., 2016). Поэтому следующим этапом в программе ENMTools ver. 1.4.4 для всех слоев был выполнен расчет коэффициента корреляции Пирсона (r). Один из слоев каждой пары, модуль коэффициента Пирсона по которой составил более 0.9 ($r \geq |0.9|$), что соответствует очень высокой корреляции (Hinkle et al., 2003), был исключен из последующих расчетов. Из каждой пары исключался тот слой, который по результатам расчета программы Maxent внес меньший вклад (Percent contribution) в построение первой модели. Данная процедура проводилась отдельно для каждого из трех видов змей. Далее на основе полученного урезанного списка переменных окружающей среды (табл. 2) для каждого вида строилась вторая (итоговая) модель при тех же настройках программы Maxent. Полученные в результате просчета и последующего преобразования растровые модели вероятности присутствия видов были наложены в программе QGIS на уже имеющуюся географическую карту (рис. 1–3).

Таблица 2. Список наименее коррелирующих переменных факторов окружающей среды в порядке убывания процента их вклада в построение первой модели

Вид	Шифр переменных
<i>Vipera renardi</i>	BIO14, VEG7, TMAX5, PREC10, BIO4, VEG5, SWI_TC, BIO15, SWI_WF, SOIL_CRSE, VEG4, SOIL_BULK, BIO2, ELEV, SOIL_SAND, BIO12, SOIL_SILT, PREC9, TMEAN11, VEG3, SOIL_CLAY, PREC3, BIO8, PREC8, BIO9
<i>Vipera berus</i>	SOIL_BULK, PREC9, PREC8, VEG6, BIO4, SWI_TC, SWI_WF, PREC3, VEG5, BIO15, SOIL_CRSE, VEG3, SOIL_SAND, TMAX2, PREC1, BIO8, SOIL_SILT, TMAX5, PREC10, ELEV, SOIL_CLAY, BIO2
<i>Gloydius halys</i>	SOIL_CRSE, SWI_TC, BIO3, BIO2, BIO8, BIO17, PREC11, BIO9, PREC9, VEG3, BIO7, VEG5, SWI_WF, PREC6, VEG8, PREC5, SOIL_BULK, TMIN6, TMAX3, TMIN12, PREC2, VEG4, BIO15, SOIL_SILT, ELEV, SOIL_CLAY, SOIL_SAND, TMAX9

Карты ареалов рассматриваемых видов рептилий строились, опираясь на точки их фактических находок, а для проведения границ ареалов в местах отсутствия точек использовались полученные модели потенциальных ареалов. Для этого в настройках отображения моделей были отсечены области с индексами пригодности среды обитания ниже порогового, а оставшаяся

отображаемая область переведена в монохромный режим. В качестве порога отсечения использовались значения по правилу «Maximum training sensitivity plus specificity (Cloglog)», полученные в результате расчета Maxent, как дающее наиболее оптимальный результат (Liu et al., 2013). Для степной гадюки значение этого порога составило 0.3216, для обыкновенной гадюки – 0.3571, для

обыкновенного щитомордника – 0.3573. Далее на полученные модели в бинарном виде были наложены все исходные точки встреч и поверх них вручную отрисованы более сглаженные (в сравнении с моделями) векторные карты ареалов видов. Результирующие ареалы видов с нанесенными на них всеми собранными точками находок (за исключением спорных) показаны на рис. 4–6.

Оценка правдоподобности модели.

Правдоподобность моделей оценивалась по средним показателям AUC (по 100 повторениям), полученным в результате просчета Maxent и дающим количественную интерпретацию ROC-кривой (кривой ошибок), которая позволяет оценивать прогностическую способность полученной модели (Felding, Bell, 1997).

Результаты

По результатам просчета первого ком-

плекта моделей в программе Maxent разные переменные внесли различный вклад в их построение. При этом в среднем по каждому виду примерно две трети от всех переменных либо никак на построение модели не повлияли, либо внесли вклад не более одного процента. Доля участия каждой переменной в построение первой модели отображена в табл. 3. По результатам анализа этого списка – отсева высоко коррелирующих слоев и слоев, вносящих нулевой вклад в построение первой модели, для восточной степной гадюки значимыми оказались 25 параметров окружающей среды, для обыкновенной гадюки – 22, для обыкновенного щитомордника – 28. Список наименее коррелирующих слоев по видам, использованных на заключительном этапе моделирования, и их вклад в построение моделей (в порядке убывания) приведен в табл. 4.

Таблица 3. Список переменных окружающей среды, использованных при первом расчете, и их процентный вклад в построение модели

Шифр перем.	<i>Vipera renardi</i>	<i>Vipera berus</i>	<i>Gloydius halys</i>	Шифр перем.	<i>Vipera renardi</i>	<i>Vipera berus</i>	<i>Gloydius halys</i>	Шифр перем.	<i>Vipera renardi</i>	<i>Vipera berus</i>	<i>Gloydius halys</i>
BIO1	0	0	0	PREC11	0	0	4.2	TMEAN9	0	0	0.1
BIO2	1.2	0.1	9.0	PREC12	0	0.4	0.3	TMEAN10	0.2	0	0.2
BIO3	0	0	9.3	SOIL_BULK	1.3	28	1.1	TMEAN11	0.5	0	0
BIO4	5.6	3.8	0.8	SOIL_CLAY	0.3	0.1	0.3	TMEAN12	0.1	0	0
BIO5	0.1	0	0.1	SOIL_CRSE	2.2	0.5	14.8	TMIN1	0	0.4	0
BIO6	0.3	0.4	0	SOIL_SAND	0.9	0.4	0.2	TMIN2	0	0.1	0.1
BIO7	1.2	0.2	1.9	SOIL_SILT	0.6	0.3	0.4	TMIN3	0.1	0.2	0
BIO8	0.2	0.4	7.1	SWI_TC	5.0	2.4	11.6	TMIN4	0.3	0	0.7
BIO9	0.1	0	3.9	SWI_WF	3.1	1.9	1.8	TMIN5	0.1	0	0.1
BIO10	0.2	0	0	TMAX1	0	0	0	TMIN6	0.1	0	1.1
BIO11	0	0.1	0	TMAX2	0	0.4	0	TMIN7	0	0	0.1
BIO12	0.8	0	0	TMAX3	0.2	0	0.5	TMIN8	0	0	0
BIO13	0.2	0	0	TMAX4	0.2	0	0	TMIN9	0.2	0	0
BIO14	25.6	0	5.0	TMAX5	6.6	0.2	0.1	TMIN10	0.2	0	0.4
BIO15	3.2	0.6	0.4	TMAX6	0.3	0	0	TMIN11	0	0	0.3
BIO16	0.1	0	0	TMAX7	0.3	0	0	TMIN12	0	0	0.5
BIO17	0.1	0	5.3	TMAX8	0	0	0.1	ELEV	1.1	0.1	0.3
BIO18	0	0	0	TMAX9	2.1	0	0.1	VEG3	0.3	0.5	2.4
BIO19	0	0	0.2	TMAX10	0.1	0.1	0.2	VEG4	1.4	0	0.5
PREC1	0	0.4	0	TMAX11	0.2	0	0.3	VEG5	5.2	0.6	1.9
PREC2	0.1	0	0.5	TMAX12	0.2	0	0	VEG6	2.4	6.1	0.7
PREC3	0.2	0.7	0.3	TMEAN1	0	0	0	VEG7	14.3	1.7	0.8
PREC4	0.1	0	0	TMEAN2	0.2	0	0	VEG8	2.6	3.3	1.7
PREC5	0	0	1.1	TMEAN3	0.1	0	0				
PREC6	0.1	0	1.7	TMEAN4	0.1	0	0				
PREC7	0.1	6	1.1	TMEAN5	0	0	0				
PREC8	0.1	19.3	0.2	TMEAN6	0.1	0	0				
PREC9	0.5	19.8	3.5	TMEAN7	0.5	0.1	0.1				
PREC10	5.9	0.2	0	TMEAN8	0.1	0	0.2				

Площадь под кривой ошибок (AUC) по результирующим моделям составила 0.874 для восточной степной гадюки, 0.893 для обыкновенной гадюки и 0.860 для обыкно-

венного щитомордника. Это позволяет оценивать прогностическую ценность данных моделей как «хорошую» (Araújo et al., 2005).

Таблица 4. Список переменных окружающей среды, использованных при втором расчете, и их процентный вклад (в порядке убывания) в построение модели

<i>Vipera renardi</i>		<i>Vipera berus</i>		<i>Gloydius halys</i>	
Шифр перем.	Вклад, %	Шифр перем.	Вклад, %	Шифр перем.	Вклад, %
BIO14	25.5	SOIL_BULK	31.7	SOIL_CRSE	16.1
VEG7	14.2	PREC8	25.5	BIO17	12.0
TMAX5	8.8	PREC9	21.7	SWI_TC	11.5
BIO4	6.2	VEG6	5.3	BIO3	8.6
BIO15	5.7	BIO4	4.4	BIO2	8.6
PREC10	5.6	SWI_TC	2.1	BIO8	7.4
SOIL_BULK	5.1	SWI_WF	1.8	PREC11	4.6
SWI_TC	4.7	PREC1	1.3	BIO9	4.5
VEG5	4.6	SOIL_CRSE	0.8	PREC9	3.7
VEG4	3.1	BIO15	0.8	BIO7	2.8
SWI_WF	3.0	PREC3	0.7	VEG3	2.6
PREC9	2.3	TMAX2	0.7	VEG5	2.0
SOIL_CRSE	2.1	VEG3	0.7	SWI_WF	2.0
ELEV	1.6	VEG5	0.6	SOIL_BULK	2.0
BIO12	1.5	BIO8	0.4	VEG8	1.9
TMEAN11	1.5	PREC10	0.4	TMAX9	1.7
BIO2	1.2	SOIL_SILT	0.3	TMAX3	1.5
SOIL_SAND	1.1	ELEV	0.3	TMIN6	1.2
SOIL_SILT	0.9	BIO2	0.3	PREC6	1.1
SOIL_CLAY	0.5	TMAX5	0.1	PREC5	1.1
BIO8	0.3	SOIL_CLAY	0.1	TMIN12	0.7
VEG3	0.2	SOIL_SAND	0.1	PREC2	0.4
PREC8	0.2			ELEV	0.4
PREC3	0.1			VEG4	0.4
BIO9	0.1			BIO15	0.4
				SOIL_SILT	0.4
				SOIL_SAND	0.3
				SOIL_CLAY	0.2

В результате обобщения всех собранных литературных, коллекционных и опросных данных реального нахождения каждого из видов, а также собственных материалов и сопоставления их с полученными моделями (см. рис. 1–3) были построены консенсусные ареалы для трех видов змей (рис. 4–6).

Сравнивая полученные результаты с литературными данными, можно отметить, что для степной гадюки в пределах Казахстана ареал значительно уточнился: очертились границы во многих спорных районах по периферии и закрылись «темные пятна» в основной части ареала. Так, по восточному побережью Каспийского моря степная гадюка на юг доходит до 46° с. ш., и примерно по этой широте граница ее распространения идет на восток до северной части Аральского моря. Еще восточнее она смещается к северу до 47–48° с. ш., по которому доходит до северного Прибалхашья, а затем проходит южнее, пересекая Балхаш на уровне дельты Каратау. По югу и юго-востоку Казахстана степная

гадюка распространена от поймы Сырдарьи на западе, по течению которой граница ее распространения достигает примерно уровня северной оконечности гор Каратау, на восток через горы Каратау, предгорья Тянь-Шаня, Чу-Илийские горы, среднее течение р. Или, до восточной границы республики, отсутствуя при этом практически на всей территории пустынь Мойынкум, Бетпак-Далы, Жусандалы, Таукум и песков Сары-Ишык-Отрау. По средним широтам Казахстана севернее 47–48° с. ш. степная гадюка обитает по всей территории республики, за исключением высокогорья Алтая. В Петропавловской и по северу Павлодарской областей проходит северная граница ареала вида. В разных областях равномерность заселения территории степной гадюкой неоднородна, наиболее спорадично она встречается в Акмолинской, Петропавловской и по северу Павлодарской областей, достигая северных пределов своего распространения по поймам рек.

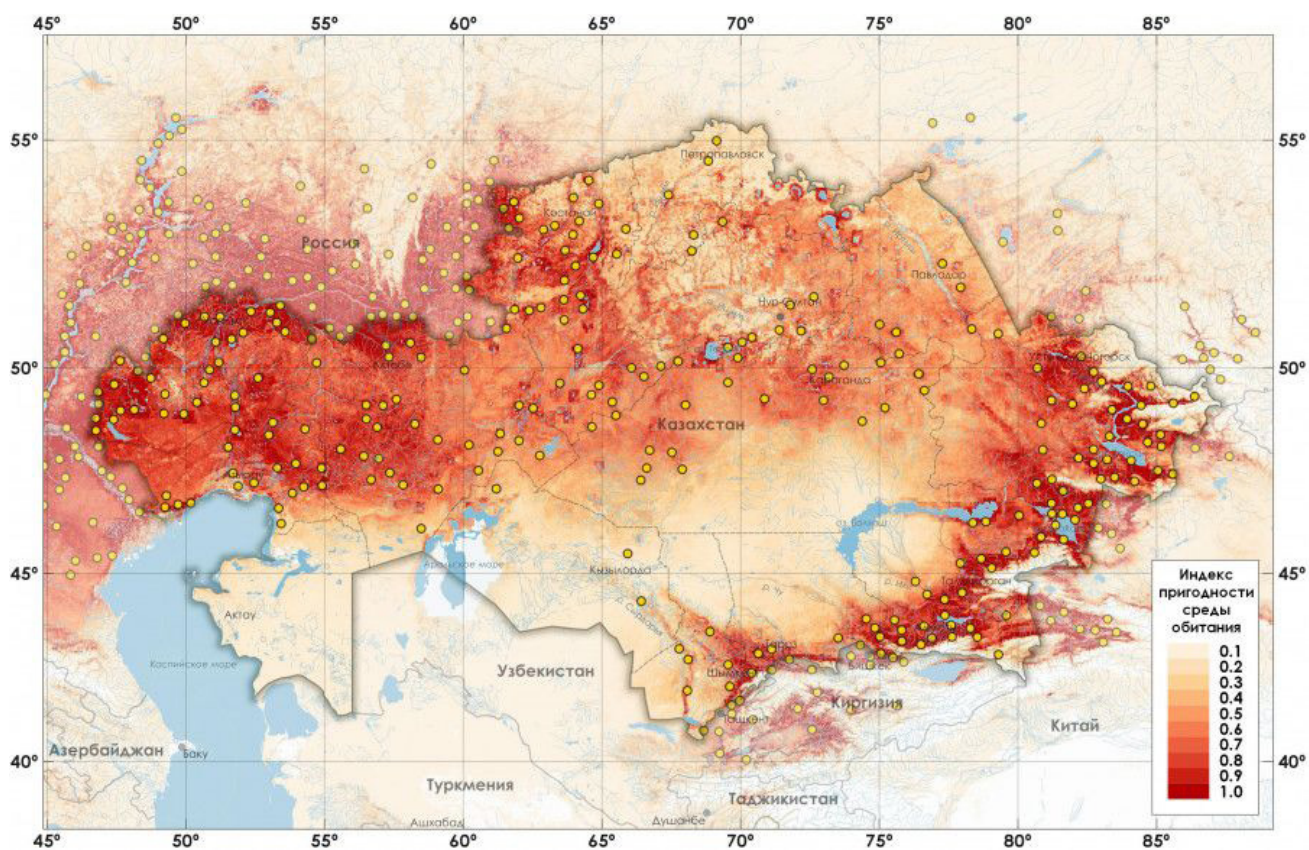


Рис. 1. Модель ареала степной гадюки. Желтыми точками показаны использованные для моделирования пункты находок

Fig. 1. Model of distribution of the steppe viper. The yellow dots show the locations used for modeling

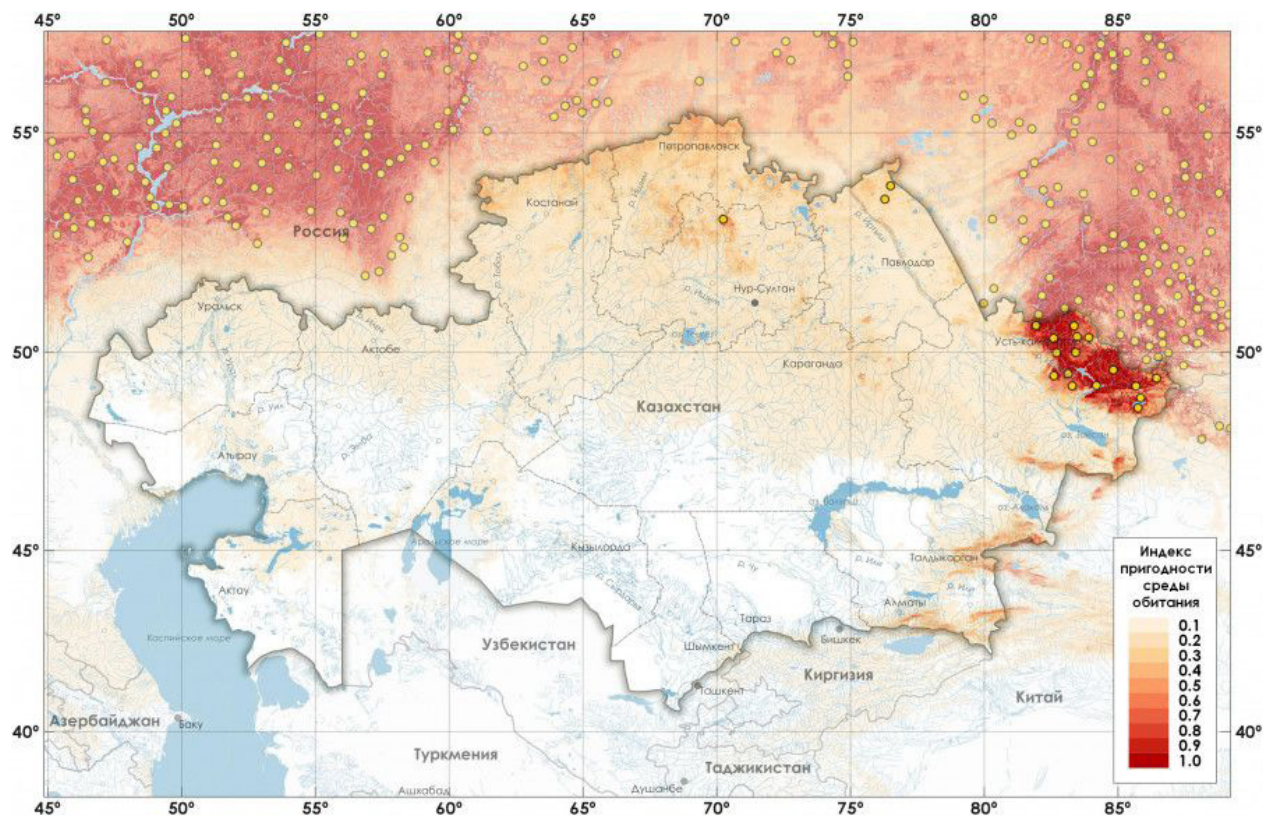


Рис. 2. Модель ареала обыкновенной гадюки. Желтыми точками показаны использованные для моделирования пункты находок

Fig. 2. Model of distribution of the common adder. The yellow dots show the locations used for modeling

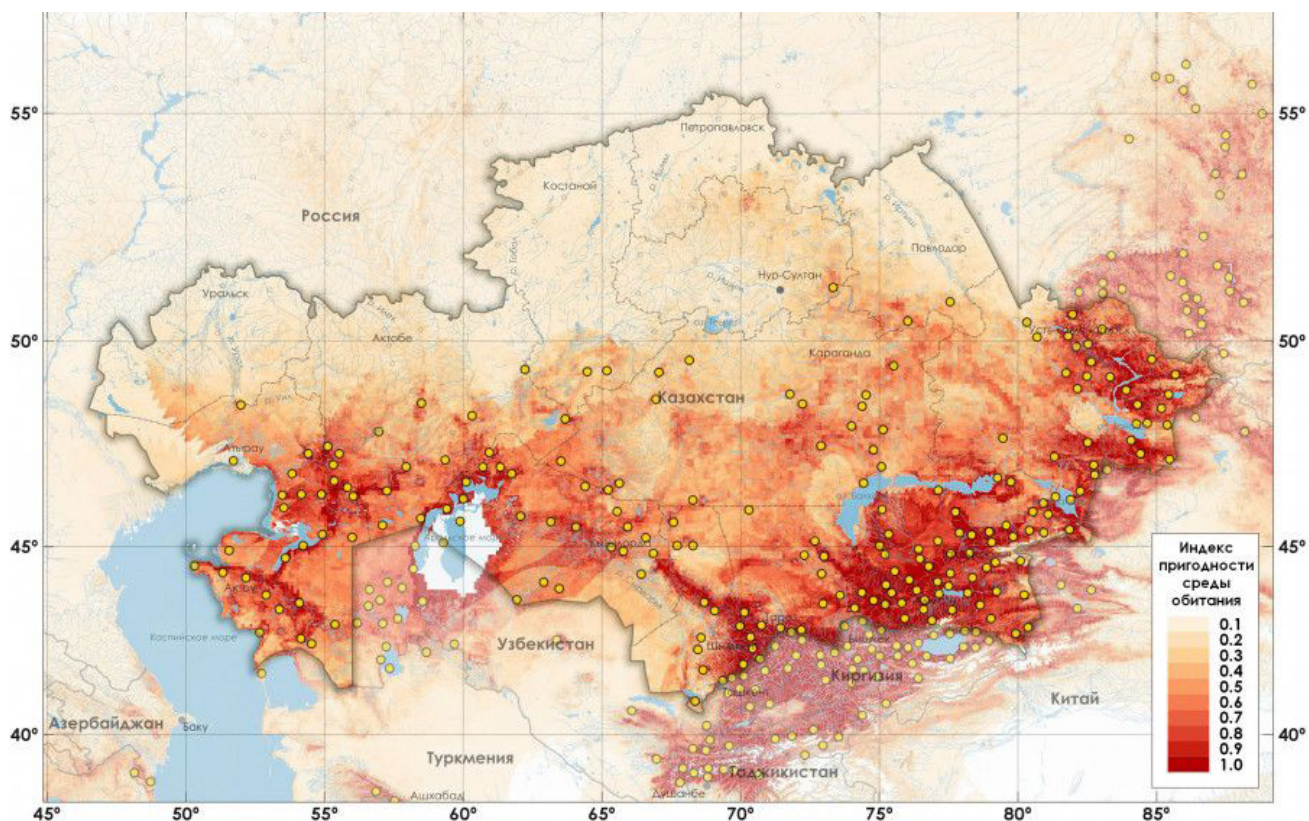


Рис. 3. Модель ареала обыкновенного щитомордника. Желтыми точками показаны использованные для моделирования пункты находок

Fig. 3. Model of distribution of the Halys pit viper. The yellow dots show the locations used for modeling

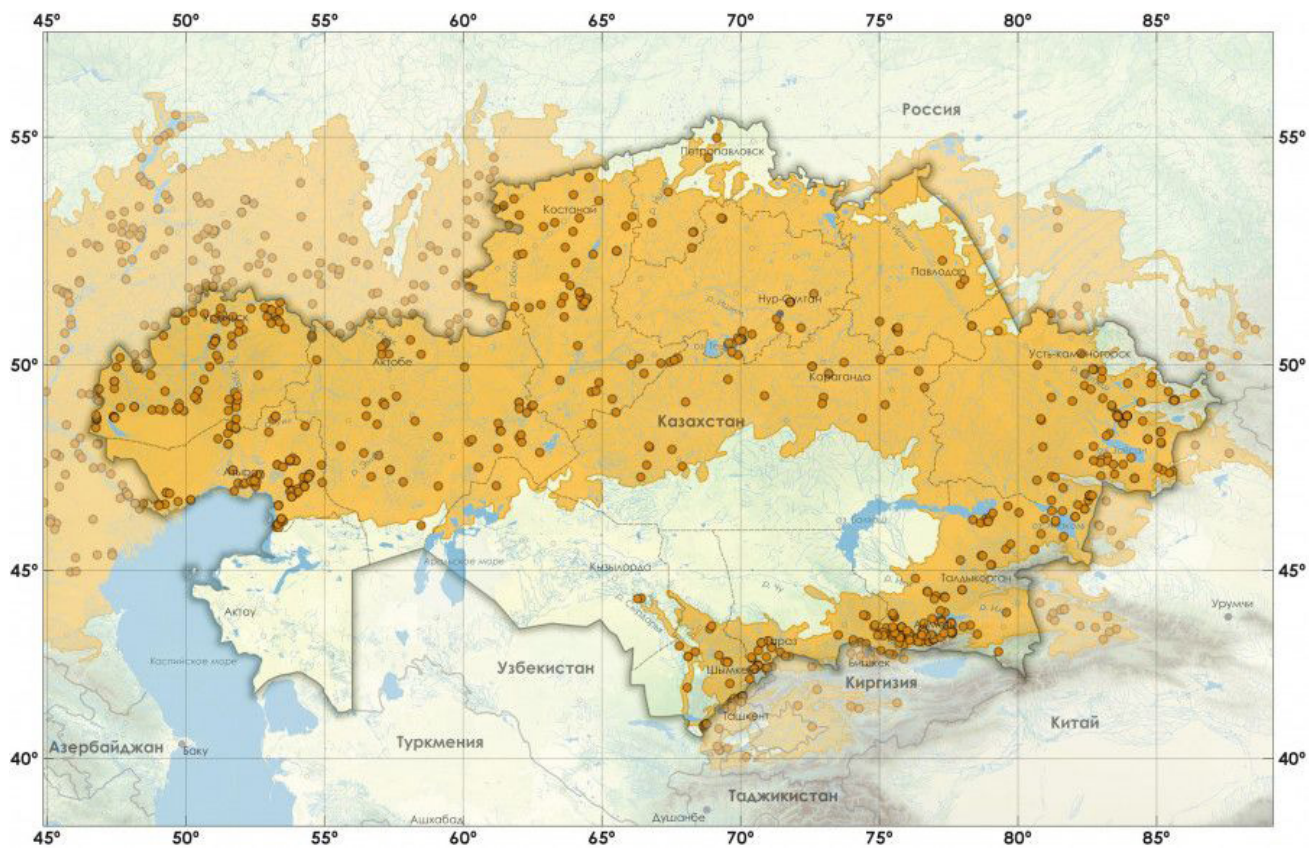


Рис. 4. Ареал степной гадюки в Казахстане с указанием точек ее находок

Fig. 4. The species distribution of the steppe viper in Kazakhstan with the indication of the points of its findings

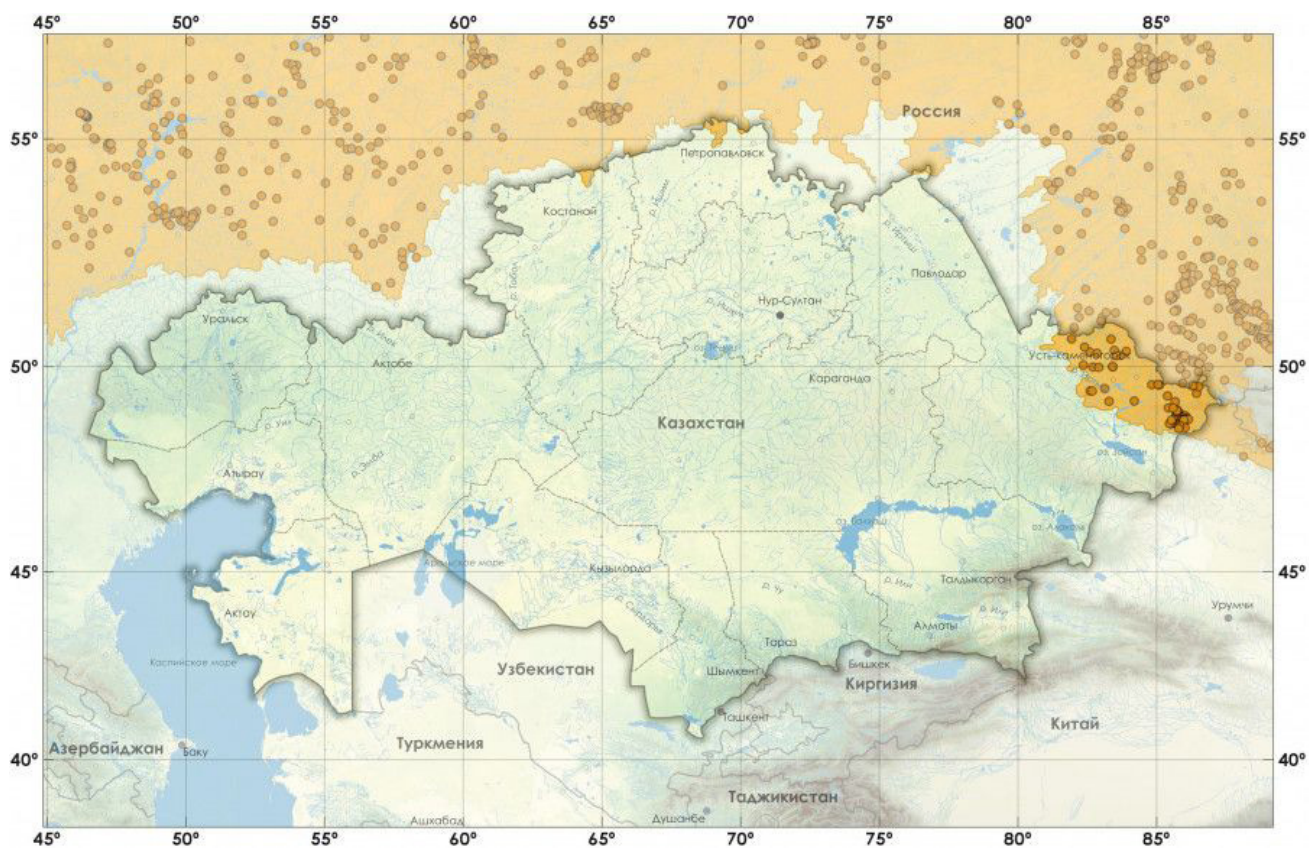


Рис. 5. Ареал обыкновенной гадюки в Казахстане с указанием точек ее находок
Fig. 5. The species distribution of the common adder in Kazakhstan with the indication of the points of its findings

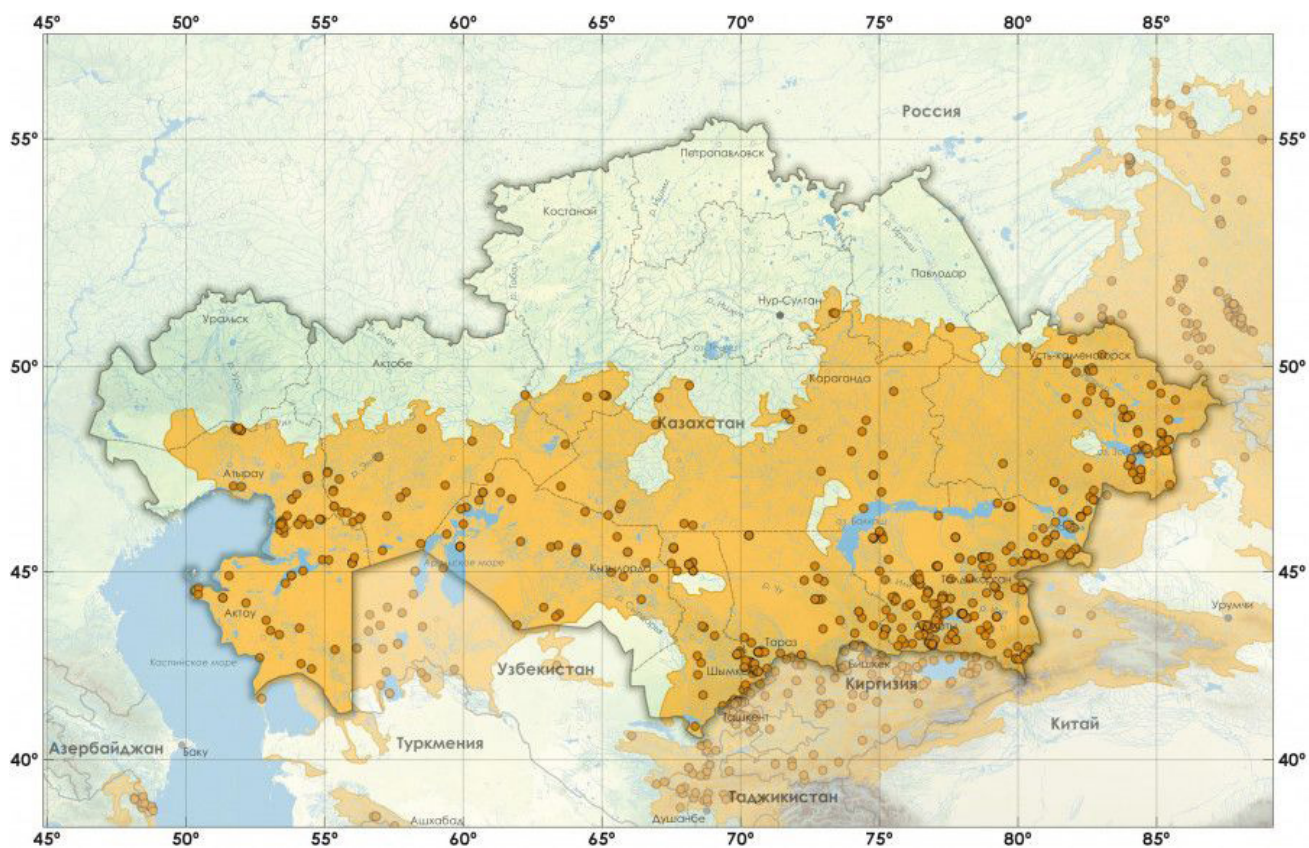


Рис. 6. Ареал обыкновенного щитомордника в Казахстане с указанием точек его находок
Fig. 6. The species distribution of the Halys pit viper in Kazakhstan with the indication of the points of its findings

Для обыкновенной гадюки границы ареала изменились в меньшей степени. Нанесенные на карту точки находок обыкновенной гадюки с сопредельной территории России показали, что граница известного ее распространения проходит на значительном удалении от северной границы Казахстана, соответственно, по северу республики вероятность ее нахождения не высока. Районы, где, судя по результатам моделирования, возможно присутствие обыкновенной гадюки с достаточно большой вероятностью, – это небольшие по площади участки к северу от г. Костанай, г. Петропавловск и у северной границы Павлодарской области. Кроме того, имеются публикации и другие сведения об обитании обыкновенной гадюки во всей северной половине Кустанайской области (Андрющенко, устн. сообщ.; Андрющенко, 2007; Брагина и др., 2011). Однако на данный момент реальных подтверждений этого факта в виде фотографий или добытых экземпляров нет, поэтому правильнее говорить только о потенциальной возможности ее обитания здесь. Достоверно же обыкновенная гадюка в Казахстане найдена только в Восточно-Казахстанской области в горах Западного Алтая.

Для обыкновенного щитомордника собранные точки находок и полученная модель позволили детализировать северную границу вида, которая у разных авторов в значительной мере менялась. По югу республики щитомордник обитает практически на всей территории, за исключением незакрепленных песков Кызылкума и Мойынкума, вглубь которых он не заходит, но может быть встречен на их периферии.

Обсуждение

Неиспользованные данные. При обработке литературы отдельные данные вызвали сомнения. Так в Красных книгах Алтайского края (Россия) (Шутова, 2006; Петров, Крымов, 2016) приводится ряд локаций, в которых по опросам учителей биологии краевых школ встречаются степные гадюки. Подобные сведения из региона, где степная гадюка достаточно редка, но при этом обитает другой сходный вид (обыкновенная гадюка), вызывают определенного рода скепсис. Поэтому при моделировании ареала степной гадюки нами эта информация не использовалась. Тем не менее даже без использования точек из указанных источников модель показала достаточно высокую вероятность присутствия степной гадюки практически

для всей территории Алтайского края.

В определителе А. Г. Банникова с соавторами (Банников и др., 1977), как уже было сказано выше, большинство точек из более ранней литературы не были учтены, но при этом достаточно неоднозначно выглядят и приведенные ими данные. По степной гадюке, если сопоставить карты К. П. Параскива (1956) и А. Г. Банникова с соавторами, последние авторы как будто стараются не повторять предшественника, при этом многие из приведенных ими точек расположены в локациях, откуда даже на сегодняшний день либо совсем нет находок, либо они единичны и сделаны позже (западная часть Восточно-Казахстанской обл., северная часть Павлодарской обл., граница с Китаем по Илийской котловине, среднее течение Сырдарьи). Напротив, из наиболее исследованных и доступных районов, таких, как окрестности г. Алматы и предгорья хр. Заилийский Алатау, где степная гадюка – массовый вид и добывалась в промышленных масштабах (Богданов, 1965), точек на картах А. Г. Банникова с соавторами нет. Сходная картина в этом определителе и по другим видам. Ввиду того что описание встреч для этих точек не приводится и основная часть из них в более поздних публикациях не фигурирует, нами информация из данного источника не использовалась.

В работе А. Б. Бекенова с соавторами (Бекенов и др., 2005) для степной гадюки и обыкновенного щитомордника большая часть работ, ссылки на которые приведены в разделе «распространение», не содержат указанной информации, а зачастую и вовсе не касаются герпетофауны. При этом наиболее известные работы по данным видам (Банникова и др., 1977; Kubykin, Brushko, 1998) авторами не использованы либо указаны в других разделах, но отсутствуют в разделе о распространении. Точки находок, показанные на карте, не соответствуют не только литературным данным, отмеченным в этой же работе, но и локациям, помеченным по тексту как «наши данные». Кроме того, отдельные точки вызывают вопросы сами по себе. Так, по степной гадюке пункты находок щедро «расставлены» по крайнему югу Карагандинской области и на большей части пустыни Бетпак-Дала, откуда на сегодняшний день нет достоверных находок. Для обыкновенного щитомордника несколько точек указаны севернее г. Нур-Султан, вплоть до Северо-Казахстанской области, что существенно севернее границы

его ареала, известной ранее. Ввиду низкого качества данной работы и сомнительной достоверности указанных в ней сведений нами информация из этого источника также не использовалась.

Для обыкновенного щитомордника точка в окрестностях г. Актюбинск от 1929 г., упоминаемая различными авторами (Параскив, 1956; Kubykin, Brushko, 1998; Дебело, Чибилев, 2013; Кропачев, Орлов, 2017), при проверке коллекционного экземпляра (Орлова В., устн. сообщ.), согласно подписи на этикетке, оказалась сделана Г. В. Никольским и Н. Калабуховым в Челкарском районе Актюбинского округа, близ станции Текели. Челкарский район находится значительно южнее г. Актюбинск и входит в известные границы ареала щитомордника. Однако установить точное нахождение «ст. Текели» в этом районе не удалось.

Не использовалась также информация и о двух пунктах находок щитомордника в окрестностях дельты Волги. Это упоминание более чем 200-летней давности о нахождении щитомордника в пустыне Султан-Мурат, приводимое П. С. Палласом (Pallas, 1799), которое не имеет подробного описания и не подтверждено другими находками из этого района в последующем (Чернов, 1954; Conant, 1982; Sindaco et al., 2013), и точка нахождения щитомордника в окрестностях станции Досанг (Россия), приводимая несколькими авторами (Накаренко, 2002; Дебело, Чибилев, 2013) со ссылкой на первоисточник (Бобров, 1985), в котором, однако, конкретных указаний о находке нет.

«Выпавшие» точки. Отдельные точки, взятые из литературы, по результатам моделирования оказались за пределами границ моделей ареалов.

Для степной гадюки точка находки у песков Арысь-кум севернее г. Кызылорда, которая указана приблизительно (Крень, 1953), но даже с учетом погрешности далеко отстоит от других известных мест находок и от границ модели.

Для территории России за пределами границ модели оказались четыре пункта находок степной гадюки, указанных М. Д. Рузским (1946) для юго-запада Новосибирской области. Других данных для этого района нет, а В. Н. Куранова с соавторами (2010) высказывают предположение о том, что степная гадюка в Новосибирской области к началу XXI в. исчезла.

Среди находок обыкновенной гадюки в Казахстане также есть несколько точек, уда-

ленных от основного ареала. Это место находки более чем вековой давности у оз. Чебачье в Акмолинской области (Никольский, 1916), которая, по-видимому, является ошибочной. Об этом говорит отсутствие других находок из этого района при том, что данная местность является курортной и ежегодно посещается большим количеством туристов. А обыкновенная гадюка не остается незамеченной в местах ее обитания. Нами при обследовании данной территории в 2016, 2017, 2019–2020 гг. обыкновенная гадюка также не обнаружена.

Ранее, на не существующем ныне веб-сайте О. В. Ляхова (www.priirtyshje.kz) были опубликованы три пункта находок обыкновенной гадюки на севере Павлодарской области (пос. Михайловка, пос. Калиновка, пос. Советский Казахстан). По-видимому, именно к этим пунктам относится указание в его с соавтором книге (Базарбеков, Ляхов, 2004) для обыкновенной гадюки: «Достоверно известна лишь из лесостепи крайнего северо-востока области. Черные гадюки – обычная встреча в Ленточных борах». Кроме того, авторы предполагают, что эти черные гадюки «также относятся к *V. berus*», из чего можно сделать вывод, что «достоверно» известные гадюки не были черными. Однако, принимая в расчет сведения о представленных в регионе биотопах и отсутствие фотографий или добытых экземпляров, а также учитывая результаты моделирования, к этим данным, до появления подтвержденных находок, стоит относиться с осторожностью. Черные гадюки могут принадлежать к меланистической форме гадюки степной, которая неоднократно отмечалась в северной половине ареала – в степных биотопах по Кустанайской области в Наурзумском заповеднике (Брагина Т. М., устн. сообщ.; Тимошенко А. Ю., устн. сообщ.) и на юге области у пос. Рахмет (Андрущенко А. В., устн. сообщ.), в Карагандинской области в окрестностях г. Караганда (колл. ЗИН, № 23590, Полежаев Н.), а также в Павлодарской области в Баянаульском ГНПП (Резниченко С. М., устн. сообщ.). Схожая ситуация и с находками обыкновенной гадюки с сопредельной российской территории Угловского района Алтайского края (Котлов, 2008), обстоятельства встреч которых в работе не приводятся и не указывается точный источник данных.

Отдельно стоит отметить, что наличие такого признака, как двойной апикальный щиток, часто используемое как определятельный признак *Vipera berus*, не является

абсолютно надежным, так как, по нашим данным, подобное отмечается у отдельных особей даже в южных популяциях степных гадюк.

Все обсуждаемые точки, несмотря на их спорный характер, были использованы при моделировании потенциального ареала, но, так как результат в этих пунктах показал очень низкую вероятность присутствия вида, на итоговых картах ареалов они не отображены.

Помимо неточностей моделей, связанных с достоверностью отдельных точек, выявлены и дефекты в исходных картах факторов окружающей среды. Так, граница модели обыкновенного щитомордника в западной части ареала к северу от Каспийского моря имеет зубчатый характер, что отмечается и на моделях предварительных просчетов при разных настройках программы Maxent, а это говорит о наличии артефактов в какой-то из исходных карт факторов окружающей среды. Поэтому на итоговой карте граница ареала в данном месте была интерполирована. К неточностям исходных карт относится также и белая область на модели вокруг Аральского моря.

На картах распространения степной гадюки и щитомордника (см. рис. 4, 6) обращает на себя внимание отсутствие находок этих змей на значительной территории западной

половины Восточно-Казахстанской области. Однако при анализе географических карт и спутниковых снимков можно предположить, что связано это не с фактическим отсутствием видов в этом районе, а с малой его привлекательностью для исследователей и отсутствием популярных дорог. Об этом же говорят и результаты моделирования, показавшие высокую вероятность присутствия степной гадюки и щитомордника на данной территории.

Заключение

Обобщение всех доступных авторам данных по находкам восточной степной гадюки, обыкновенной гадюки и обыкновенного щитомордника на территории Казахстана и на сопредельных территориях позволило построить актуальные карты их распространения в пределах республики. Произведенное моделирование потенциальных ареалов рассматриваемых видов дало возможность скорректировать карты распространения в местах недостаточного или полного отсутствия фактической информации, а также критически оценить достоверность отдельных литературных данных. Кроме того, построенные модели потенциального распространения могут быть использованы как указание направления поисков при будущих полевых исследованиях.

Библиография

- Абдураупов Т. В., Пестов М. В., Нуриджанов А. С., Царук О. И., Киршей Т. Предварительный обзор современной герпетофауны Южной части Каракалпакского Устюрта // Биологические и структурно-функциональные основы изучения и сохранения биоразнообразия Узбекистана: Материалы Республиканской научной конференции, посвященной 80-летию профессора А. А. Бутник (Ташкент, 8–9 сентября 2015 г.). Ташкент, 2015. С. 17–22.
- Алекперов А. М. Ядовитые змеи Азербайджана и вопросы их охраны // Ядовитые животные Средней Азии и их яды: Материалы Среднеазиатской конференции (1–3 октября 1968 г.). Ташкент, 1970. С. 14–28.
- Алекперов А. М. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку: ЭЛМ, 1978. 264 с.
- Аленицин В. Д. Гады островов и берегов Аральского моря. СПб., 1876. 64 с. (Труды Арало-Каспийской экспедиции. Вып. 3).
- Алиев Т. К изучению некоторых ядовитых змей Азербайджана // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1973. С. 6–8.
- Ананьева Н. Б., Мунхбаяр Х., Орлов Н. Л., Орлова В. Ф., Семенов Д. В., Тэрбиш Х. Земноводные и пресмыкающиеся Монголии. Пресмыкающиеся. М.: КМК Лтд, 1997. 416 с.
- Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Даревский И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). СПб.: Зоологический институт, 2004. 232 с.
- Андрушко А. М. Пресмыкающиеся Казахского нагорья и их хозяйственное значение // Ученые записки ЛГУ. Сер. биол. 1955. Т. 181, № 38. С. 19–43.
- Андрющенко А. В. К вопросу о видовом составе герпетофауны Костанайской области // Биологическое разнообразие азиатских степей: Материалы междунар. науч. конф. Костанай, 2007. С. 7–9.
- Антипин В. М. Очерк наземных позвоночных Хребта Каратау // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1955. Т. 60, № 1. С. 33–38.
- Атаев Ч. А. Пресмыкающиеся гор Туркменистана. Ашхабад: Ылым, 1985. 344 с.

- Ахмеденов К. М., Абуова Р. С. Распространение Восточной степной гадюки *Vipera renardi* (Reptilia, Viperidae) в Западно-Казахстанской области // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. Алматы, 2018. № 1–2 (36–37). С. 110–117.
- Ахмеденов К. М., Петрищев В. П., Головачев И. В., Бакиев А. Г., Горелов Р. А., Калмыкова О. Г., Майканов Н. С. Индерский солянокупольный ландшафт – заповедная жемчужина Западного Казахстана: Монография. Уральск: Зап.-Казахст. агр.-техн. ун-т им. Жангир хана, 2017. 142 с.
- Ведмедеря В. И., Зиненко А. И., Гончаренко Л. А. Каталог коллекций Музея природы Харьковского национального университета им. В. Н. Каразина. Змеи (Reptilia: Serpentes). Харьков, 2007. 82 с.
- Базарбеков К. У., Ляхов О. В. Животный мир Павлодарского прииртышья (позвоночные животные). Павлодар: Павлодарский гос. ун-т им. С. Торайгырова, 2004. 336 с.
- Бакиев А. Г., Гаранин В. И., Гелашвили Д. Б., Горелов Р. А., Доронин И. В., Зайцева О. В., Зиненко А. И., Клёнина А. А., Макарова Т. Н., Маленёв А. Л., Павлов А. В., Петрова И. В., Ратников В. Ю., Старков В. Г., Ширяева И. В., Юсупов Р. Х., Яковлева Т. И. Гадюки (Reptilia: Serpentes: Viperidae: Vipera) Волжского бассейна. Часть 1. Тольятти: ООО «Кассандра», 2015. 234 с.
- Бакиев А. Г., Гаранин В. И., Литвинов Н. А., Павлов А. В., Ратников В. Ю. Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН, 2004. 192 с.
- Бакиев А. Г., Маленев А. Л., Зайцева О. В., Шуршина И. В. Змеи Самарской области. Тольятти: ООО «Кассандра», 2009. 170 с.
- Бакиев А. Г., Файзулин А. И. Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. Н. Новгород, 2002. 132 с.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 416 с.
- Бартенев А. Н. К вопросу зоогеографии севера в Карагандинской области // Ученые записки КазГУ. Т. 1. Биология. Алма-Ата, 1938. С. 67–80.
- Бекенов А. Б., Ержанов Н. Т., Капитонов В. И., Славченко Н. П., Бербер А. П., Исенов Х. А., Абукунова В. С. Редкие и исчезающие животные Казахского мелкосопочника. Павлодар: Изд-во ПГУ им. С. Торайгырова, 2005. 363 с.
- Бердибаева Ж. Ш. Изменения по сезонам состояния развивающихся яиц у пресмыкающихся Верхнего Прииртышья // Исследования и методические работы по биологическим наукам: Материалы зонального совещания при Усть-Кам. пед. ин-те. Вып. 1. Алма-Ата, 1966. С. 16–19.
- Бердибаева Ж. Ш. К биологии обыкновенной гадюки // Фауна и экология животных Казахстана. Алма-Ата, 1981. С. 31–33.
- Бердибаева Ж. Ш. Материалы по экологии палласова щитомордника // Биологические науки: Сб. статей. Вып. 1. Алма-Ата, 1974. С. 67–69.
- Березовиков Н. Н. О случае гибели свиязи (*Anas penelope*) от укуса гадюки // Selevinia. 1994. Т. 2, № 4. С. 81.
- Березовиков Н. Н., Хроков В. В., Брушко З. К., Митрофанов И. В., Брагин Б. И., Нилов В. И., Корнелюк А. И., Шаймарданов Р. Т., Мурзов В. Н. Влияние разработки Карачаганакского нефтегазоконденсатного месторождения на животный мир Западного Казахстана // Selevinia. 2003. Т. 1, № 4. С. 123–137.
- Бобров В. В. Материалы по фауне и населению пресмыкающихся Северо-Западного Прикаспия // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1985. С. 29–30.
- Богданов О. П. Фауна Узбекской ССР. Т. 1. Земноводные и пресмыкающиеся. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1960. 260 с.
- Богданов О. П. Животные Узбекистана (позвоночные). Ташкент, 1961. 316 с.
- Богданов О. П. Экология пресмыкающихся Средней Азии. Ташкент: ФАН, 1965. 260 с.
- Богданов О. П. Питание обыкновенного щитомордника (*Ancistrodon halys*) в Средней Азии // Зоологический журнал. 1970. Т. 49, № 12. С. 1851–1856.
- Бондаренко Д. А., Перегонцев Е. А. Сообщества пресмыкающихся Каракалпакского Устюрта (Узбекистан) // Современная герпетология. 2018. Т. 18, № 1/2. С. 13–26.
- Боркин Л. Я., Ганнибал Б. К., Голубев А. В. Дорогами Петра Симона Палласа (по западу Казахстана). СПб.; Уральск: Евразийский союз ученых, 2014. 312 с.
- Боркин Л. Я., Ильяшенко В. Ю. Герпетофауна Зейского заповедника и окрестностей города Зeya (Амурская область) // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981. С. 21–22.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н. Герпетологические исследования на западе Казахстана: П. С. Паллас и современность // Природа западного Казахстана и Петр Симон Паллас (полевые исследования 2012 года). СПб.: Европейский Дом, 2015. С. 53–79.
- Брагина Т. М., Брагин Е. А. Важнейшие водно-болотные угодья Северного Казахстана (в пределах Костанайской и западной части Северо-Казахстанской областей). М.: Русский университет, 2002. 156 с.
- Брагина Т. М., Брагин Е. А. Природные условия и животный мир государственного природного ре-

- зервата Алтын Дала . Костанай: ТОО «Костанайполиграфия», 2017. 236 с.
- Брагина Т. М., Валяева Е. А., Соловьев А. И. Видовой состав, особенности распределения и морфометрические показатели некоторых представителей батрахофауны и герпетофауны Костанайской области // Научно-методический журнал. 2011. № 2. Вып. 22. С. 57–59.
- Брем А. Жизнь животных. Рептилии . М.: ООО «Фирма «Издательство АСТ», 2000. 664 с.
- Брушко З. К. Новые данные по распространению пресмыкающихся в Казахстане // Известия АН КазССР. Сер. биол. 1983. № 2. С. 35–38.
- Буланов П. А. Ядовитые змеи Казахстана, свойства их яда и противоядные сыворотки и вакцины // Труды Алма-Атинского ветзооинститута. 1948. Т. 4. С. 158–170.
- Ваккер В. Г. Паразитофауна рептилий юга Казахстана и их роль в циркуляции некоторых гельминтов человека и животных : Дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата: Институт зоологии АН КазССР, 1971. 365 с.
- Вашетко Э. В., Чикин Ю. А., Ходжаев А. Ф., Нуриджанов А. С. Герпетофауна Западного Тянь-Шаня // Современная герпетология. 2003. Т. 2. С. 24–38.
- Великанов В. П. О герпетофауне Сарыкамышской котловины // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1977. С. 56–57.
- Вершинин В. Л. Амфибии и рептилии Урала . Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 227 с.
- Вознийчук О. П., Куранова В. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Катунского заповедника и сопредельной территории (Центральный Алтай) // Современная герпетология. 2008. Т. 8, № 2. С. 101–117.
- Гагина Т. Н., Скалон В. Н. Пресмыкающиеся Восточной Сибири // Герпетология. Ташкент: Наука, 1965. С. 17–23.
- Гаранин В. И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края . М.: Наука, 1983. 176 с.
- Гаранин В. И., Павлов А. В., Бакиев А. Г. Степная гадюка, или гадюка Ренарда *Vipera renardi* (Christoph, 1861) // Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН, 2004. С. 61–90.
- Головцов Д. Е. Позвоночные животные Чаткальского заповедника // Труды Чаткальского государственного биосферного заповедника. 2007. № 6. С. 178–220.
- Голубев М. Л. Новые находки амфибий и рептилий на территории Казахстана // Вестник зоологии. 1990. № 5. С. 76–78.
- Голубев М. Л. *Phrynocephalus guttatus* (Gmel.) или *Ph. versicolor* Str. (Reptilia, Agamidae): какой вид круглоголовки обитает в Казахстане? // Вестник зоологии. 1989. № 5. С. 38–46.
- Гражданкин А. В. Реакции рептилий аридных территорий на высокие температуры и инсоляцию // Зоологический журнал. 1973. Т. 52, № 4. С. 552–560.
- Давлетбаков А. Т., Кустарева Л. А., Милько Д. А., Остащенко А. Н., Сагымбаев С. С., Торопов С. А., Тротченко Н. В. Кадастр генетического фонда Кыргызстана: Т. 4: Тип Chordata – Хордовые . Бишкек, 2015. 128 с.
- Дебело П. В., Чибилев А. А. Амфибии и рептилии Урало-Каспийского региона. Серия: Природное разнообразие Урало-Каспийского региона. Т. 3 . Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2013. 400 с.
- Динесман Л. Т. Амфибии и рептилии юго-востока Тургайской столовой страны и Северного Приаралья // Труды Института географии АН СССР. 1953. № 54. С. 383–422.
- Динесман Л. Т., Калецкая М. Л. Методы количественного учета амфибий и рептилий // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 329–341.
- Доценко И. Б. Каталог коллекций Зоологического музея ННПМ НАН Украины. Змеи . Киев: Зоомузей ННПМ НАН Украины, 2003. 86 с.
- Дуйсебаева Т. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Маркакольской котловины // Selevinia. 2002. № 1-4. С. 73–86.
- Дуйсебаева Т. Н. Новые находки амфибий и рептилий в Приаралье и сопредельных районах Казахстана. Ч. 2. Змеи (Reptilia: Squamata: Serpentes) // Selevinia. 2005. С. 49–56.
- Дуйсебаева Т. Н. Краткий обзор последних изменений в систематическом списке амфибий и рептилий Казахстана // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы, 2010. С. 37–52.
- Дуйсебаева Т. Н., Чирикова М. А., Зима Ю. А., Белялов О. В., Коваленко А. В. Новые данные о распространении амфибий и рептилий в Казахстане: обзор по первому десятилетию XXI века // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы, 2010. С. 84–99.
- Елпатьевский В. С. Пресмыкающиеся и земноводные, собранные балхашской экспедицией в 1903 г. на берегах Балхаша и р. Или // Известия Туркестанского отделения ИРГО. Т. 4. Научные результаты Аральской экспедиции. № 7. Ташкент, 1907. С. 49–59.
- Еремченко В. К., Панфилов А. М., Цариненко Е. И. Новые данные по распространению пресмыкающихся Тянь-Шаня и Северо-Восточного Гиссаро-Алая // Вестник Кыргызского государственного национального университета. Биология. 2000. Сер. 3, № 2. С. 25–28.

- Ждокова М. К. Распространение и некоторые аспекты морфологии степной гадюки *Vipera ursinii* в Калмыкии // Современная герпетология. 2003а. Т. 2. С. 143–147.
- Ждокова М. К. Эколого-морфологический анализ фауны амфибий и рептилий Калмыкии : Дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2003б. 262 с.
- Завьялов Е. В., Табачишин В. Г., Шляхтин Г. В., Кайбелева Э. И., Мосолова Е. Ю., Табачишина И. Е., Якушев Н. Н. Каталогизация зоологических коллекций. Вып. 2. Фондовые коллекции в системе мониторинга герпетофауны. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2006. 96 с.
- Зима Ю. А. Современное состояние популяции степной гадюки *Vipera renardi* (Christoph, 1861) в предгорьях Заилийского Алатау (Алматинская область) // Зоологические исследования за 20 лет независимости Республики Казахстан: Материалы Международ. науч. конф. Алматы, 2011. С. 241–242.
- Зинченко В. К., Зинченко Ю. К. Распространение и экология амфибий и рептилий Маркакольского государственного заповедника // Охрана окружающей среды и природопользование Прииртышья. Ч. 2. Усть-Каменогорск, 1990. С. 141–143.
- Ишунин Г. И. Ядовитые змеи Узбекистана. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1950. 31 с.
- Карпенко В. П. Распространение и экология щитомордника *Ancistrodon halys* (Pallas, 1779): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1958. 19 с.
- Карпенко В. П. К экологии степной гадюки *Vipera ursini renardi* (Christoph) в весенне-летний сезон // Ядовитые животные Средней Азии и их яды: Материалы Среднеазиатской конф., 1–3 октября 1968 г. Ташкент, 1970. С. 77–87.
- Кассал Б. Ю. Гадюка обыкновенная *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) // Красная книга Омской области. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2006. С. 71–72.
- Кашкаров Д. Н. Экологический очерк района озер: Бийли-куль, Ак-куль и Ащи-куль Аулиеатинского уезда. Ташкент: Изд-во Средн.-Азиат. гос. ун-та, 1928. 55 с. (Труды Средне-Азиатского государственного университета. Серия 8-а. Зоология. № 2).
- Кашкаров Д. Н. Зооэкологический очерк восточной части пустыни Бетпак-Дала. Ташкент: Изд-во Среднеазиатского гос. ун-та, 1935. 30 с.
- Кащенко Н. О. Гады, собранные среднеазиатскими экспедициями проф. В. В. Сапожникова в 1902–1906 и 1908 гг. // Ежегодник Зоологического музея Императорской Академии наук. СПб., 1909. С. 119–130.
- Кащенко Н. Ф. Результаты Алтайской зоологической экспедиции 1898 года: Позвоночные. С таблицами 1–4. Томск: Типо-литография М. Н. Кононова и И. Ф. Скулимовского, 1899. 158 с.
- Киреев В. А. Земноводные и пресмыкающиеся хребта Жельтау // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981. С. 64–65.
- Коваленко В. Г. Степная гадюка : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1952. 12 с.
- Колбинцев В. Г. Фауна и распространение амфибий и рептилий Малого Каратау и сопредельных территорий // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы, 2010. С. 100–117.
- Колобаев Н. Н. О влиянии микроклимата на морфологические признаки обыкновенного щитомордника // Влияние изменения климата на экосистемы бассейна реки Амур. М.: WWF России, 2006. С. 120–128.
- Костин В. П. Заметки по распространению и экологии земноводных и пресмыкающихся древней дельты Аму-Дарьи и Кара-Калпакского Устюрта // Труды Института зоологии и паразитологии АН Узб ССР. Т. 5. Зоологический сборник. Ташкент, 1956. С. 47–66.
- Котлов А. А. Видовой состав и распространение земноводных и рептилий юго-западной Кулунды // Алтайский зоологический журнал. 2008. № 2. С. 131–134.
- Крень А. К. Материалы по фауне рептилий и млекопитающих пустыни Арыс-Кумы // Ученые записки Алма-Атинского государственного педагогического и учительского институтов. 1953. Т. 3, № 2. С. 134–150.
- Кропачев И. И. Анализ географического распространения и ландшафтного распределения амфибий и рептилий в Республике Тува // Труды Зоологического института РАН. 2014. Т. 318, № 4. С. 486–562.
- Кропачев И. И., Орлов Н. Л. Новый подвид обыкновенного щитомордника *Gloydus halys* (Pallas, 1776) (Viperidae, Crotalinae) из Тувы и западной Монголии // Труды Зоологического института РАН. 2017. Т. 321, № 2. С. 129–179.
- Кубыкин Р. А. Эколого-фаунистический обзор рептилий островов оз. Алаколь // Известия АН КазССР. 1975. № 3. С. 10–16.
- Кубыкин Р. А. (сост.). Удивительный мир пресмыкающихся. М.: Научный мир, 2003. 264 с.
- Куранова В. Н., Зинченко В. К. Популяционные отличия показателей биопродуктивности обыкновенной гадюки юго-востока Западной Сибири // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1985. С. 118–119.
- Куранова В. Н., Колбинцев В. Г. Биология обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Томской области //

- Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981. С. 80–81.
- Куранова В. Н., Симонов Е. П., Ярцев В. В., Шамгунова Р. Р., Стариков В. П. Разнообразие, распространение и природоохранный статус пресмыкающихся Западной Сибири // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы, 2010. 149 с.
- Лада Г. А. Линька и сезонная активность питания обыкновенной гадюки в Тамбовской области // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981. С. 82.
- Лесняк А. П. Приуроченность к убежищам и суточная активность западного щитомордника в Южном Казахстане // Позвоночные животные Средней Азии. Ташкент: Фан, 1966. С. 187–193.
- Лисовский А. А., Оболенская Е. В. Исследование ареалов мелких млекопитающих юго-восточного Забайкалья методом моделирования экологической ниши // Журнал общей биологии. 2014. Т. 75, № 5. С. 353–371.
- Макарова Т. Н., Маленёв А. Л. Морфологическая характеристика новорожденных гадюк Ренара *Vipera renardi* из Нижнего Поволжья // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2013. Т. 22, № 4. С. 36–39.
- Малманов Б. Д. Отчет о выполнении научных исследований за 1987 год по теме: Герпетофауна Западного чинка Устюрта и Карынжарыкской впадины и прилежащих районов. Новый-Узень, 1987. 10 с.
- Марков Г. С., Богданов О. П., Фомина М. И., Чернобай В. Ф. Паразитофауна степной гадюки – *Vipera ursini* (Bonaparte) в Казахстане // Вопросы герпетологии и токсикологии змеиных ядов. Ташкент: Наука, 1966. С. 22–26.
- Милько Д. А., Панфилов А. М. Амфибии и рептилии // Красная книга Кыргызской Республики. 2-е изд. Бишкек: ГАООСилХ, БПИ НАН КР, ЭДК «Алейне», 2007. С. 315–345.
- Накаренко Е. Г. Экологические аспекты формирования герпетофауны северного прикаспия и тенденции ее современного развития: Дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2002. 206 с.
- Некрасова О. Д., Титар В. М. Моделирование и биоклиматический анализ изменений ареала ужа водяного *Natrix tessellata* (Reptilia, Colubridae) в Украине // Праці українського герпетологічного товариства. 2014. № 5. С. 80–83.
- Никольский А. М. О фауне позвоночных животных дна Балхашской котловины. СПб., 1887. 130 с.
- Никольский А. М. Пресмыкающиеся и амфибии, собранные П. П. Сушкиным в Тургайской области // Bull. Natur. de Moscou. 1899. № 4. Р. 366–368.
- Никольский А. М. Фауна России и сопредельных стран. Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. 2. Ophidia. Пг.: Императорская академия наук, 1916. 350 с.
- Нуриджанов Д. А. Современное состояние численности и распространения рептилий на плато Устюрт (Узбекистан) // Наземные позвоночные животные аридных экосистем: Материалы Междунар. конф., посвящ. памяти Н. А. Зарудного (Ташкент, 24–27 октября 2012 г.). Ташкент, 2012. С. 248–252.
- Нуриджанов Д. А., Абдураупов Т. В., Грицына М. А. Результаты герпетологического обследования Южной и Центральной частей плато Устюрт и Сарыкамышской котловины (Республика Узбекистан) // Вестник Тюменского государственного университета. Экология и природопользование. 2019. Т. 5, № 1. С. 74–99.
- Огурцов С. С. Моделирование пригодности местообитаний и распределения бурого медведя (*Ursus arctos*) в подзоне южной тайги с помощью метода максимальной энтропии // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2019. Vol. 4, Issue 4. Р. 34–64.
- Окулова Н. М. К биологии степной гадюки (*Vipera ursini*) в Западном Казахстане // Герпетологические исследования в Монгольской Народной Республике: Сборник научных трудов. М., 1986. С. 95–110.
- Павлов А. В., Зиненко А. И., Йогер У., Штумпель Н., Петрова И. В., Маленев А. Л., Зайцева О. В., Шуршина И. В., Бакиев А. Г. Естественная гибридизация гадюк восточной степной *Vipera renardi* и обыкновенной *V. berus* // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13, № 5. С. 172–178.
- Павлов А. В., Петрова И. В., Кармазина И. О. Прямокрылые (Orthoptera) в питании восточной степной гадюки (*Vipera renardi*) на северном пределе ареала // Вопросы герпетологии. СПб., 2011. С. 208–212.
- Паллас П. С. Путешествие по разным провинциям Российской Империи. Ч. 1. СПб., 1773. 658 с.
- Папоротный Д. И. К биологии щитомордника в условиях острова Барса-Кельмес // Труды государственного заповедника Барса-Кельмес. Вып. 1. Алма-Ата, 1950. С. 136–146.
- Параскив К. П. Пресмыкающиеся Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1956. 228 с.
- Параскив К. П., Бутовский П. М. О фауне земноводных и пресмыкающихся Западного Казахстана // Труды Института зоологии АН Каз. ССР. 1960. Т. 13. С. 148–159.
- Пестинский Б. В. Материалы по биологии ядовитых змей Средней Азии, их ловля и содержание в неволе // Труды Узбекстанского Зоологического сада. Т. 1. Ташкент: Гостехиздат УзССР, 1939. С. 38–53.

- Пестов М. В. Обыкновенный щитомордник – новый вид фауны Новосибирской области // Земноводные и пресмыкающиеся Новосибирской и Томской областей: Информ. материалы к герпетофауне Сибири. Новосибирск: Изд-во Новосиб. гос. пед. ун-та, 2003. С. 35–38.
- Пестов М. В., Сараев Ф. А. Находки гнезд некоторых пернатых хищников на меловом плато Аккергешин, Атырауская область, Казахстан // Пернатые хищники и их охрана. 2009. № 15. С. 132–133.
- Пестов М. В., Сараев Ф. А., Агеев В. С. Новые находки рептилий в Северном Прикаспии (Республика Казахстан) // Современная герпетология. 2011. Т. 11, № 3/4. С. 192–195.
- Петров В. Ю., Крымов Н. Г. Степная гадюка – *Vipera ursini* (Bonaparte, 1835) // Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Т. 2. Барнаул: Изд-во Алтайского ун-та, 2016. С. 108–110.
- Петрова И. В., Павлов А. В., Чижикина Н. А., Наумкина Н. А. Состояние популяций обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) на ООПТ в зависимости от показателей антропогенной нагрузки // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы III Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола; Пущино: Мар. гос. ун-т, 2008. С. 570–573.
- Помазенко О. А., Табачишин В. Г. Морфогенетическая характеристика популяций восточной степной гадюки *Vipera renardi* Нижнего Поволжья и сопредельных территорий // Известия Саратовского университета. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2017. Т. 14, № 4. С. 104–109.
- Попов В. А., Лукин А. В. Животный мир Татарии. (Позвоночные). Казань: Татгосиздат, 1949. 218 с.
- Попудина А. Д. Особенности образа жизни гадюки обыкновенной на юге лесной зоны Приобья // Фауна и экология животных Приобья. Вып. 133. Новосибирск, 1976. С. 51–54.
- Прокопов К. П. Герпетофауна Катон-Карагайского государственного национального природного парка // Труды Катон-Карагайского государственного национального природного парка. Т. 1. Усть-Каменогорск: Профит, 2006. С. 131–147.
- Раджабов Б., Ядгаров Т., Давлятов Я. Д. Некоторые редкие и исчезающие виды змей Узбекистана // Охрана животного мира и растений Узбекистана: Тез. докл. конф. Ташкент: Фан, 1978. С. 32–33.
- Рузский М. Д. Зоодинамика Барабинской степи // Труды Томского университета. 1946. № 97. С. 17–68.
- Саид-Алиев С. А. Земноводные и пресмыкающиеся Таджикистана. Душанбе: Дониш, 1979. 147 с.
- Сараев Ф. А., Пестов М. В. К кадастру рептилий Северного и Северо-Восточного Прикаспия // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы, 2010. С. 172–191.
- Селевин В. А. Фаунистические материалы // Труды Среднеазиатского государственного университета. Серия 8-а. Зоология. 1935. № 21. С. 20–22.
- Семенов Д. В., Шенброт Г. И. Материалы по герпетофауне Юго-Восточной Монголии // Герпетологические исследования в Монгольской Народной Республике: Сб. науч. тр. М., 1986. С. 110–119.
- Сидоров С. А. Амфибии и рептилии Арала // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1925. Т. 33, № 1-2. С. 188–200.
- Симонов Е. П. Уточнение северной границы ареала щитомордника обыкновенного (*Gloydius (Agkistrodon) halys*) и его биотопическая приуроченность на территории Западной Сибири // Зоология. Сер. биол. 2008. С. 65–70.
- Смирин В. М. О гнездовании змеяда в Приаралье // Зоологический журнал. 1959. Т. 38, № 11. С. 1756–1757.
- Смирновский Б. Н. Ядовитые змеи Казахстана и значение их как вредителей в животноводстве: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1961. 15 с.
- Смирновский Б. Н. Ядовитые змеи Казахстана. Алма-Ата: Казсельхозгиз, 1963. 64 с.
- Соколов А. С. Об изменчивости пилеуса обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) Окско-Донской равнины // Вопросы герпетологии. Пущино; М., 2001. С. 270–272.
- Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. Морфоэкологическая характеристика нижневолжских популяций степной гадюки (*Vipera ursini*) // Поволжский экологический журнал. 2002. № 1. С. 76–81.
- Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Шляхтин Г. В. К уточнению северной границы распространения восточной степной гадюки (*Vipera renardi*) в Поволжье // Поволжский экологический журнал. 2007. № 3. С. 271–277
- Терентьев П. В., Чернов С. А. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Сов. наука, 1949. 340 с.
- Ткаченко С. В., Вержуцкий Д. Б., Холин А. В. Обнаружение обыкновенного щитомордника (*Agkistrodon halys* Pall., 1775) в Юго-Западной Туве // Байкальский зоологический журнал. 2010. Т. 2, № 5. С. 34–35.
- Топоркова Л. Я. Амфибии и рептилии Урала // Фауна европейского Севера, Урала и Западной Сибири. Свердловск: Уральский рабочий, 1973. С. 84–117.

- Тупиков А. И., Украинский П. А. Сравнительный анализ различных подходов к моделированию видового ареала в программе Maxent (на примере узорчатого полоза и степной гадюки) // Научные ведомости Белгородского госуниверситета. Серия Естественные науки. 2016. Т. 4 (225), № 34. С. 71–84.
- Тупикова Н. В., Комарова Л. В. Принципы и методы зоологического картографирования. М.: Изд-во МГУ, 1979. 192 с.
- Фомина М. И. Экология степной гадюки в Чу-Илийском междуречье и змеепитомнике: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1966. 21 с.
- Фролова Е. Н., Гапонов С. П. Восточная степная гадюка *Vipera renardi* (Christoph, 1861) в музее-заповеднике «Дивногорье» // Труды Карельского научного центра РАН. 2017. № 7. С. 93–99.
- Хамитов А. Ж. Видовое разнообразие, распространение, распределение змей лесостепной и степной зон Казахстана // Принципы экологии. 2016. Т. 5, № 3. С. 154–155.
- Царук О. И. Новые данные по распространению некоторых видов амфибий и рептилий Юго-Восточного Казахстана // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981. С. 143–144.
- Чельцов-Бebutov А. М. Наблюдения над пресмыкающимися Центрального Казахстана на маршруте пос. Джулек – г. Атбасар // Труды института географии АН СССР. 1953. № 54. С. 423–434.
- Чернов С. А. Материалы к герпетофауне Казахского нагорья, северного побережья Балхаша и гор Кан Тау // Известия Академии наук Казахской ССР. Сер. зоол. 1947. № 6. С. 120–126.
- Чернов С. А. Эколого-фаунистический обзор пресмыкающихся юга междуречья Волга-Урал // Труды Зоологического института АН СССР. 1954. Т. 16. С. 137–159.
- Чернов С. А. Фауна Таджикской ССР. Пресмыкающиеся. Т. 18. Душанбе, 1959. 204 с.
- Чибилёв А. А. Земноводные и пресмыкающиеся Оренбургской области и их охрана. Материалы для Красной книги Оренбургской области. Екатеринбург: УрО РАН, 1995. 45 с.
- Шаммаков С. Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана / АН Туркменской ССР. Институт зоологии. Ашхабад: Ылым, 1981. 311 с.
- Шебзухова Э. А. Рептилии степной зоны Адыгейской автономной области // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981. С. 155–156.
- Шилов М. Н. Материалы по наземным позвоночным Казахстана // Труды Института зоологии АН КазССР. 1961. Т. 15. С. 170–176.
- Шилов М. Н. Заметки о некоторых рептилиях Северного Приаралья // Труды Института зоологии АН КазССР. 1961. Т. 15. С. 170–177.
- Шилов М. Н. Случай поедания падали щитомордником // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1956. Т. 61, № 4. Июль-Август. С. 86.
- Шилова Е. С. О зимовке щитомордника // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1956. Т. 61. № 4. Июль-Август. С. 86–87.
- Шнитников В. И. Пресмыкающиеся Семиречья // Труды общества изучения Казахстана. Т. 8, № 3. Кзыл-Орда: Издание общества изучения Казахстана, 1928. 85 с.
- Шульпин Л. М. Материалы по млекопитающим и гадам Таласского Алатау // Известия АН КазССР. Сер. биол. 1948. Т. 51, № 7. С. 65–83.
- Шутова Ю. В. Класс Пресмыкающиеся Reptilia // Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Т. 2. Барнаул: ОАО «ИПП «Алтай», 2006. С. 43–46.
- Яковлев В. А. К вопросу о восточной границе ареала степной гадюки // Биологические ресурсы Алтайского края и перспективы их использования: Тез. докл. к конф. Барнаул, 1984. С. 41.
- Яковлев В. А. Кадастр земноводных и пресмыкающихся Республики Алтай // Животный мир Алтае-Саянской горной страны: Сб. науч. тр. Горно-Алтайск: РИО «Универ-Принт» ГАГУ, 1999. С. 175–214.
- Яковлев В. А. Степная гадюка – *Vipera ursini* (Bonaparte, 1835) // Красная книга Республики Алтай (животные, 3-е изд.). Горно-Алтайск, 2017. С. 117–118.
- Яковлева И. Д. Пресмыкающиеся Киргизии. Фрунзе: Изд-во АН Кирг. ССР, 1964. 273 с.
- Araujo M. V., Pearson R. G., Thuiller W., Erhard M. Validation of species–climate impact models under climate change // Global Change Biology. 2005. № 11. P. 1504–1513.
- Asadi A., Montgelard C., Nazarizadeh M., Moghaddasi A., Fatemizadeh F., Simonov E., Kami H. G., Kaboli M. Evolutionary history and postglacial colonization of an Asian pit viper (*Gloydius halys caucasicus*) into Transcaucasia revealed by phylogenetic and phylogeographic analyses // Scientific Reports. 2019. Vol. 9, № 1224. P. 1–16.
- Conant R. *Agkistrodon* in Europe (Reptilia: Serpentes: Viperidae) // Salamandra. 1982. Vol. 18, № 3/4. P. 191–195.
- David P., Vogel G. Terralog: Venomous Snakes of Europe, Northern, Central and Western Asia, vol. 16. Frankfurt am Main: Edition Chimaira, 2010. 160 p.
- Elith J., Graham C. H., Anderson R. P., Dudik M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R. J., Huettmann F., Leathwick J. R., Lehmann A., Li J., Lohmann L. G., Loiselle B. A., Manion G., Moritz C., Nakamura M.,

- Nakazawa Y., Overton J. McC., Peterson A. T., Phillips S. J., Richardson K. S., Scachetti-Pereira R., Schapire R. E., Soberon J., Williams S., Wisz M. S. and Zimmermann N. E. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data // *Ecography*. 2006. № 29. P. 129–151.
- Elith J., Phillips S. J., Hastie T., Dudik M., Chee Y. E., Yates C. J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists // *Diversity and Distributions*. 2011. Vol. 17. P. 43–57.
- Felding A. H., Bell J. F. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models // *Environmental Conservation*. 1997. Vol. 24, № 1. P. 38–49.
- Freitas I., Ursenbacher S., Mebert K., Zinenko O., Schweiger S., Wüster W., Brito J.C., Crnobrnja-Isailović J., Halpern B., Fahd S., Santos X., Pleguezuelos J. M., Joger U., Orlov N., Mizsei E., Lourdaís O., Zufi M. A. L., Strugariu A., Zamfirescu S. R., Martínez-Solano Í., Velo-Antón G., Kaliontzopoulou A., Martínez-Freiria F. Evaluating taxonomic inflation: towards evidence-based species delimitation in Eurasian vipers (Serpentes: Viperinae) // *Amphibia-Reptilia*. 2020. Vol. 41, № 3. P. 285–311.
- Giovanelli G. R., Haddad C. F. B., Alexandrino J. Predicting the potential distribution of the alien invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Brasil // *Biol. Invasions*. 2007. Vol. 10, № 5. P. 585–590.
- Gloyd H. K., Conant R. Snakes of the *Agkistrodon* Complex. A monographic review // SSAR. Contributions to Herpetology. № 6. Oxford, Ohio, 1990. 614 p.
- Groff L. A., Marks Sh. B., Hayes M. P. Using Ecological Niche Models to Direct Rare Amphibian Surveys: A Case Study Using the Oregon Spotted Frog (*Rana pretiosa*) // *Herpetological Conservation and Biology*. 2014. Vol. 9, № 2. P. 354–368.
- Gvoždík V., Jandzik D., Cordos B., Reháč I., Kotlík P. A mitochondrial DNA phylogeny of the endangered vipers of the *Vipera ursinii* complex // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2012. № 62. P. 1019–1024.
- Hinkle D. E., Wiersma W., Jurs S. G. Applied Statistics for the Behavioral Sciences. 5th ed. Boston: Houghton Mifflin, 2003. 756 p.
- Jueterbock A., Smolina I., Coyer J. A., Hoarau G. The fate of the Arctic seaweed *Fucus distichus* under climate change: an ecological niche modeling approach // *Ecology and Evolution*. 2016. Vol. 6, № 6. P. 1712–1724.
- Kubykin R. A., Brushko Z. K. Contemporary spreading and information on *Agkistrodon halys caraganus* Eichwald, 1831 (Reptilia, Crotalidae) numbers in Kazakhstan // Вестник КазГУ. Сер. биологическая. 1998. № 6. С. 9–13.
- Le Neve A., Gouraud C., Morion F., Judas J. Kazakhstan Nature Trip Report 2009. National Avian Research Center // ResearchGate. 2010. URL: https://www.researchgate.net/publication/309533797_Kazakhstan_Nature_Trip_Report_2009 (дата обращения: 12.05.2019).
- Liu C., White M., Newell G. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data // *Journal of Biogeography*. 2013. Vol. 40, № 4. P. 778–789.
- Merow C., Smith M. J., Silander J. A. Jr. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter // *Ecography*. 2013. № 36. P. 1058–1069.
- Nilson G., Andren C. The Meadow and Steppe vipers of Europe and Asia – The *Vipera (Acridophaga) ursinii* complex // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 2001. Vol. 47, № 2-3. P. 87–267.
- Orlov N. L., Barabanov A. V. Analysis of Nomenclature, Classification, and Distribution of the *Agkistrodon halys* – *Agkistrodon intermedius* Complexes: a Critical Review // *Russian Journal of Herpetology*. 1999. Vol. 6, № 3. P. 167–192.
- Pallas P. S. Bemerkungen auf einer Reise in die sudlichen statthalterschaften des Russischen Reichs in den jahren 1793 und 1794. Erster Band. Leipzig: G. Martini, 1799. 516 p.
- Phillips S. J., Anderson R. P., Schapire R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // *Ecological Modelling*. 2006. Vol. 190. P. 231–259.
- Phillips S. J., Dudik M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*. 2008. Vol. 31. P. 161–175.
- Phillips S. J., Dudik M., Schapire R. E. A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling // *Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning*. Banff, 2004. P. 655–662.
- Shi J., Yang D., Zhang W., Li P., Ding L. Distribution and Infraspecies Taxonomy of *Gloydius halys-Gloydius intermedius* Complex in China (Serpentes: Crotalinae) // *Chinese Journal of Zoology*. 2016. Vol. 51, № 5. P. 777–798.
- Sillero N., Campos J., Bonardi A., Corti C., Creemers R., Crochet P., Isailović J. C., Denoël M., Ficetola G. F., Gonçalves J., Kuzmin S., Lymberakis P., de Pous Ph., Rodríguez A., Sindaco R., Speybroeck J., Toxopeus B., Vieites D. R., Vences M. Updated distribution and biogeography of amphibians and reptiles of Europe // *Amphibia-Reptilia*. 2014. Vol. 35, № 1. P. 1–31.
- Sindaco R., Venchi A., Grieco C. The Reptiles of the Western Palearctic. 2. Annotated checklist and distributional atlas of the snakes of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia, with an update to the Vol. 1. Letina (Italy): Edizioni Belvedere, 2013. 544 p.

- Stohlgren T. J., Jarnevich C. S., Esaias W. E., Morissette J. T. Bounding species distribution models // *Current Zoology*. 2011. Vol. 57, № 5. P. 642–647.
- Tabachishin V. G., Yermokhin M. V. Distribution of *Vipera renardi renardi* (Christoph, 1861), in the Saratov region, Russian Federation // *Herpetozoa*. 2019. Vol. 31, № 3-4. P. 233–235.
- Wang T., Wang G., Innes J., Nitschke C., Kang H. Climatic niche models and their consensus projections for future climates for four major forest tree species in the Asia–Pacific region // *Forest Ecology and Management*. 2016. № 360. P. 357–366.
- Zhao E. M., Huang M. H., Zhong Y. *Fauna Sinica: Reptilia*. Vol. 3. Squamata, Serpentes. Beijing: Science Press, 1999. 460 p.
- Zinenko O., Stümpel N., Mazanaeva L. F., Bakiev A., Shiryaev K., Pavlov A., Kotenko T., Kukushkin O., Chikin Y., Duisebayeva T., Nilson G., Orlov N. L., Tuniyev S. B., Ananjeva N. B., Murphy R. W., Joger U. Mitochondrial phylogeny shows multiple independent ecological transitions and northern dispersion despite of Pleistocene glaciations in meadow and steppe vipers (*Vipera ursinii* and *Vipera renardi*) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2015. № 84. P. 85–100.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность и глубокую признательность коллегам, любезно предоставившим информацию о находках исследуемых видов, это: Т. Абылханов, В. С. Агеев, В. В. Алексеев, А. В. Андриященко, Е. Анохина, И. И. Арифурлова, Е. Р. Байдавлетов, И. А. Бевза, О. В. Белялов, Н. Н. Березовиков, Ф. Г. Бидашко, Т. М. Брагина, З. К. Брушко, Г. Нурпеисова, А. П. Гисцов, А. А. Грачев, Б. М. Губин, А. В. Гурнев, Ш. А. Жанатаев, А. Б. Жданко, Ю. Д. Журавлев, И. А. Зубань, А. А. Иващенко, Е. Исмагилов, Ф. Ф. Карпов, И. В. Карякин, А. В. Коваленко, А. Ф. Ковшарь, С. В. Колов, Н. В. Краснопеев, М. В. Кулемин, А. С. Левин, И. Н. Магда, Т. Московкина, В. Мосолов, Н. Х. Онгарбаев, В. Г. Орлов, К. П. Прокопов, П. В. Пфандер, Е. Раимбекова, С. М. Резниченко, Е. Руди, А. Б. Сейдалина, С. В. Стариков, А. Ю. Тимошенко, С. В. Титов, Ю. Л. Третьяков, Р. С. Уразалиев, С. Утембаев, В. В. Хроков, А. Черняев, М. А. Чирикова, И. Шмыгалев, Shi Jingsong. А также, В. Ф. Орловой и Н. Б. Ананьевой – за возможность работать с коллекциями Зоологического музея Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова и Зоологического музея Зоологического института Российской академии наук, Т. Н. Дуйсебаевой и А. С. Левину – за помощь в полевых работах. Особенная благодарность рецензентам А. Г. Бакиеву, М. В. Калякину, А. В. Коросову, А. А. Лисовскому, Е. В. Оболенской, В. Ф. Орловой, П. В. Пфандеру и анонимным рецензентам, чей труд позволил повысить качество данной работы.

Работа выполнена при поддержке программы целевого финансирования ИРН OR11465437 (2021–2022 гг.) по теме «Разработка национального электронного банка данных по научной зоологической коллекции Республики Казахстан, обеспечивающего их эффективное использование в науке и образовании».

DISTRIBUTION OF SNAKES OF THE VIPERA FAMILY VIPERIDAE IN KAZAKHSTAN AND MODELING OF THEIR POTENTIAL RANGES

ZIMA

Yulia Alexandrovna

Institute of Zoology, Ministry of Education and Sciences, zimay@mail.ru

FEDORENKO

Vasily Alexandrovich

Institute of Zoology, Ministry of Education and Sciences, arthey@mail.ru

Keywords:

Viperidae
Vipera renardi
Vipera berus
Gloydius halys
distribution
range
modeling
Kazakhstan

Summary: For three species of snakes of the viper family - the eastern steppe viper (*Vipera renardi*), common european adder (*Vipera berus*) and Halys pit viper (*Gloydius halys*), an analysis of literary sources, collection materials, electronic resources, as well as personal and survey information was performed. Based on these data, the potential range of species was calculated using the maximum entropy method in the Maxent program. The data for extrapolation were a number of bioclimatic variables, maps of altitude and vegetation, as well as humidity and soil types. To minimize the bias of the model towards the most explored areas, the collected points of finds for each species were thinned with a radius of 25 km. At the first stage, the simulation was performed using all environmental factors, after which the correlation of these factors was evaluated and their contribution to the construction of the model was assessed. At the second stage, repeated modeling was performed with the exception of highly correlating factors and factors that made zero contribution to the construction of the first model. The raster models of the probability of the presence of species obtained as a result of the calculation were transferred to monochrome mode with clipping off areas with habitat suitability indices below the threshold. Based on the initial data of the actual location of each of the species and their comparison with the obtained models, the consensus ranges of the steppe viper, common adder and common muzzle Halys pit viper were constructed for the territory of Kazakhstan and the nearest adjacent territories.

Reviewer: A. G. Bakiev

Received on: 01 February 2022

Published on: 24 March 2022

References

- Abduraupov T. V. Pestov M. V. Nuridzhanov A. S. Caruk O. I. Kirshey T. Preliminary review of modern herpetofauna of the southern part of Karakalpak Ustyurt, Biologicheskije i strukturno-funkcional'nye osnovy izucheniya i sohraneniya bioraznobraziya Uzbekistana: Materialy Respublikanskoy nauchnoy konferencii, posvyaschennoy 80-letiyu professora A. A. Butnik (Tashkent, 8–9 sentyabrya 2015 g.). Tashkent, 2015. P. 17–22.
- Ahmedenov K. M. Abuova R. S. Distribution of the eastern steppe viper *Vipera renardi* (Reptilia, Viperidae) in the West Kazakhstan region, Karantinnye i zoonoznye infekcii v Kazahstane. Almaty, 2018. No. 1–2 (36–37). P. 110–117.
- Ahmedenov K. M. Petrishev V. P. Golovachev I. V. Bakiev A. G. Gorelov R. A. Kalmykova O. G. Maykanov N. S. Indersky salt-dome landscape - a reserved pearl of Western Kazakhstan: Monograph. Ural'sk: Zap, Kazahst. agr, tehn. un-t im. Zhangir hana, 2017. 142 p.
- Alekperov A. M. Amphibians and reptiles of Azerbaijan. Baku: ELM, 1978. 264 p.
- Alekperov A. M. Poisonous snakes of Azerbaijan and issues of their protection, Yadovitye zhivotnye Sredney Azii i ih yady: Materialy Sredneaziatskoy konferencii (1–3 oktyabrya 1968 g.). Tashkent, 1970. P. 14–28.
- Alenicin V. D. Reptiles of the islands and shores of the Aral Sea. SPb., 1876. 64 p. (Trudy Aralo-Kaspiyskoy ekspedicii. Vyp. 3).
- Aliev S. A. Amphibians and reptiles of Tajikistan. Dushanbe: Donish, 1979. 147 p.
- Aliev T. To the study of some poisonous snakes of Azerbaijan, Voprosy gerpetologii. L.: Nauka, 1973. P. 6–8.
- Amphibians and reptiles of the Orenburg region and their protection. Materials for the Red Book of the Orenburg region. Ekaterinburg: UrO RAN, 1995. 45 p.

- Anan'eva N. B. Munhbayar X. Orlov N. L. Orlova V. F. Semenov D. V. Terbish H. Amphibians and reptiles of Mongolia. Reptiles. M.: KMK Ltd, 1997. 416 p.
- Anan'eva N. B. Orlov N. L. Halikov R. G. Darevskiy I. S. Ryabov S. A. Barabanov A. V. Atlas of reptiles of Northern Eurasia (taxonomic diversity, geographical distribution and conservation status). SPb.: Zoologicheskii institut, 2004. 232 p.
- Andrushko A. M. Reptiles of the Kazakh Highlands and their economic importance, Uchenye zapiski LGU. Ser. biol. 1955. T. 181, No. 38. P. 19–43.
- Andryushenko A. V. To the question of the species composition of the herpetofauna of the Kostanay region, Biologicheskoe raznoobrazie aziatskikh stepey: Materialy mezhdunar. nauch. konf. Kostanay, 2007. P. 7–9.
- Antipin V. M. Outline of terrestrial vertebrates of the Karatau Ridge, Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otd. biol. 1955. T. 60, No. 1. P. 33–38.
- Araujo M. B., Pearson R. G., Thuiller W., Erhard M. Validation of species–climate impact models under climate change, Global Change Biology. 2005. No. 11. P. 1504–1513.
- Asadi A., Montgelard C., Nazarizadeh M., Moghaddasi A., Fatemizadeh F., Simonov E., Kami H. G., Kaboli M. Evolutionary history and postglacial colonization of an Asian pit viper (*Gloydius halys caucasicus*) into Transcaucasia revealed by phylogenetic and phylogeographic analyses, Scientific Reports. 2019. Vol. 9, No. 1224. P. 1–16.
- Ataev Ch. A. Reptiles of the mountains of Turkmenistan. Ashhabad: Ylym, 1985. 344 p.
- Bakiev A. G. Fayzulin A. I. Materials for the cadastre of amphibians and reptiles of the Middle Volga basin. N. Novgorod, 2002. 132 p.
- Bakiev A. G. Garanin V. I. Gelashvili D. B. Gorelov R. A. Doronin I. V. Zayceva O. V. Zinenko A. I. Makarova T. N. Pavlov A. V. Petrova I. V. Ratnikov V. Yu. Starkov V. G. Shiryayeva I. V. Yusupov R. H. Yakovleva T. I. Vipers (Reptilia: Serpentes: Viperidae: Viperinae) of the Volga basin. Part 1. Tol'yatti: OOO «Kassandra», 2015. 234 p.
- Bakiev A. G. Garanin V. I. Litvinov N. A. Pavlov A. V. Ratnikov V. Yu. Snakes of the Volga-Kama Territory. Samara: Izd-vo Samarskogo nauchnogo centra RAN, 2004. 192 p.
- Bakiev A. G. Malenev A. L. Zayceva O. V. Shurshina I. V. Snakes of the Samara region. Tol'yatti: OOO «Kassandra», 2009. 170 p.
- Bannikov A. G. Darevskiy I. S. Ischenko V. G. Rustamov A. K. Scherbak N. N. Key to Amphibians and Reptiles of the USSR Fauna. M.: Prosveschenie, 1977. 416 p.
- Bartenev A. N. To the issue of zoogeography of the north in the Karaganda region, Uchenye zapiski KazGU. T. 1. Biologiya. Alma-Ata, 1938. P. 67–80.
- Bazarbekov K. U. Lyahov O. V. Fauna of the Pavlodar Irtysh region (vertebrates). Pavlodar: Pavlodarskiy gop. un-t im. P. Toraygyrova, 2004. 336 p.
- Bebutov A. M. Observations on reptiles of Central Kazakhstan on the route of the Julek village – Atbasar city, Trudy instituta geografii AN SSSR. 1953. No. 54. P. 423–434.
- Bekenov A. B. Erzhanov N. T. Kapitonov V. I. Slavchenko N. P. Berber A. P. Isenov H. A. Abukenova B. C. Rare and endangered animals of the Kazakh uplands. Pavlodar: Izd-vo PGU im. P. Toraygyrova, 2005. 363 p.
- Berdibaeva Zh. Sh. Materials on the ecology of the Halys pit viper, Biologicheskie nauki: Sb. statey. Vyp. 1. Alma-Ata, 1974. P. 67–69.
- Berdibaeva Zh. Sh. Seasonal changes in the state of developing eggs in reptiles of the Upper Irtysh region, Issledovaniya i metodicheskie raboty po biologicheskim naukam: Materialy zonal'nogo soveshaniya pri Ust'-Kam. ped. in-te. Vyp. 1. Alma-Ata, 1966. P. 16–19.
- Berdibaeva Zh. Sh. To the biology of the common adder, Fauna i ekologiya zhivotnykh Kazakhstana. Alma-Ata, 1981. P. 31–33.
- Berezovikov N. N. Hrokov V. V. Brushko Z. K. Mitrofanov I. V. Bragin B. I. Nilov V. I. Kornelyuk A. I. Shaymardanov R. T. Murzov V. N. The impact of the development of the Karachaganak oil and gas condensate field on the fauna of Western Kazakhstan, Selevinia. 2003. T. 1, No. 4. P. 123–137.
- Berezovikov N. N. About the case of the death of a widgeon (*Anas penelope*) from a viper bite, Selevinia. 1994. T. 2, No. 4. C. 81.
- Bobrov V. V. Materials on the fauna and population of reptiles of the North-Western Caspian, Voprosy gerpetologii. L.: Nauka, 1985. P. 29–30.
- Bogdanov O. P. SR. T. Fauna of the Uzbek SSR. Vol. 1. Amphibians and reptiles. Tashkent: Izd-vo AN UzSSR, 1960. 260 p.
- Bogdanov O. P. Animals of Uzbekistan (vertebrates). Tashkent, 1961. 316 p.
- Bogdanov O. P. Ecology of reptiles in Central Asia. Tashkent: FAN, 1965. 260 p.
- Bogdanov O. P. Feeding of the Halys pit viper (*Ancistrodon halys*) in Central Asia, Zoologicheskii zhurnal. 1970. T. 49, No. 12. P. 1851–1856.
- Bondarenko D. A. Peregoncev E. A. Communities of reptiles of Karakalpak Ustyurt (Uzbekistan), Sovremennaya gerpetologiya. 2018. T. 18, No. 1/2. P. 13–26.

- Borkin L. Ya. Gannibal B. K. Golubev A. V. The roads of Peter Simon Pallas (in the west of Kazakhstan). SPb.; Ural'sk: Evraziyskiy soyuz uchenyh, 2014. 312 p.
- Borkin L. Ya. Il'yashenko V. Yu. Herpetofauna of the Zeya Reserve and the surroundings of the city of Zeya (Amur Region), Voprosy gerpetologii. L.: Nauka, 1981. P. 21–22.
- Borkin L. Ya. Litvinchuk S. N. Herpetological research in the west of Kazakhstan: P. S. Pallas and modernity, Priroda zapadnogo Kazahstana i Petr Simon Pallas (polevye issledovaniya 2012 goda). SPb.: Evropeyskiy Dom, 2015. P. 53–79.
- Bragina T. M. Bragin E. A. Natural conditions and fauna of the Altyn Dala state nature reserve. Kostanay: TOO «Kostanaypoligrafiya», 2017. 236 p.
- Bragina T. M. Bragin E. A. The most important wetlands of Northern Kazakhstan (within the Kostanay and western part of the North Kazakhstan regions). M.: Russkiy universitet, 2002. 156 p.
- Bragina T. M. Valyaeva E. A. Solov'ev A. I. Species composition, distribution features and morphometric indicators of some representatives of the batrachofauna and herpetofauna of the Kostanay region, Nauchno-metodicheskiy zhurnal. 2011. No. 2. Vyp. 22. P. 57–59.
- Brem A. Life of animals. reptiles. M.: OOO «Firma «Izdatel'stvo AST», 2000. 664 p.
- Brushko Z. K. New data on the distribution of reptiles in Kazakhstan, Izvestiya AN KazSSR. Ser. biol. 1983. No. 2. C. 35–38.
- Bulanov P. A. Poisonous snakes of Kazakhstan, properties of their venom and anti-venom sera and vaccines, Trudy Alma-Atinskogo vetzooinstitutu. 1948. T. 4. P. 158–170.
- Caruk O. I. New data on the distribution of some species of amphibians and reptiles in South-Eastern Kazakhstan, Voprosy gerpetologii. L.: Nauka, 1981. P. 143–144.
- Chernov S. A. SR. Fauna of the Tajik SSR. Reptiles. Vol. 18. Dushanbe, 1959. 204 p.
- Chernov S. A. Ecological and faunistic review of reptiles in the south of the Volga-Ural interfluvium, Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR. 1954. T. 16. P. 137–159.
- Chernov S. A. Materials on the herpetofauna of the Kazakh highlands, the northern coast of Balkhash and the Kan Tau mountains, Izvestiya Akademii nauk Kazahskoy SSR. Ser. zool. 1947. No. 6. P. 120–126.
- Conant R. Agkistrodon in Europe (Reptilia: Serpentes: Viperidae), Salamandra. 1982. Vol. 18, No. 3/4. P. 191–195.
- David P., Vogel G. Terralog: Venomous Snakes of Europe, Northern, Central and Western Asia, vol. 16. Frankfurt am Main: Edition Chimaira, 2010. 160 p.
- Davletbakov A. T. Kustareva L. A. Mil'ko D. A. Ostaschenko A. N. Sagymbaev S. S. Toropov S. A. Trotchenko N. V. Inventory of the genetic fund of Kyrgyzstan: V. 4: Type Chordata – Chordates. Bishkek, 2015. 128 p.
- Debelo P. V. Chibilev A. A. Amphibians and reptiles of the Ural-Caspian region. Series: Natural diversity of the Ural-Caspian region. Vol. 3.. Ekaterinburg: RIO UrO RAN, 2013. 400 p.
- Dinesman L. T. Kaleckaya M. L. Quantitative methods for amphibians and reptiles, Metody ucheta chislennosti i geograficheskogo raspredeleniya nazemnyh pozvonochnyh. M.: Izd-vo AN SSSR, 1952. P. 329–341.
- Dinesman L. T. Amphibians and reptiles of the southeast of the Turgai table country and the Northern Aral Sea region, Trudy Instituta geografii AN SSSR. 1953. No. 54. P. 383–422.
- Docenko I. B. Catalog of the collections of the Zoological Museum of the NNPM NAS of Ukraine. Snakes. Kiev: Zoomuzey NNPM NAN Ukrainy, 2003. 86 p.
- Duysebaeva T. N. Chirikova M. A. Zima Yu. A. Belyalov O. V. Kovalenko A. V. New data on the distribution of amphibians and reptiles in Kazakhstan: an overview of the first decade of the 21st century, Gerpetologicheskie issledovaniya v Kazahstane i sopredel'nyh stranah. Almaty, 2010. P. 84–99.
- Duysebaeva T. N. Amphibians and reptiles of the Markakol basin, Selevinia. 2002. No. 1-4. P. 73–86.
- Duysebaeva T. N. Brief review of recent changes in systematic list of amphibians and reptiles of Kazakhstan, Gerpetologicheskie issledovaniya v Kazahstane i sopredel'nyh stranah. Almaty, 2010. P. 37–52.
- Duysebaeva T. N. New finds of amphibians and reptiles in the Aral Sea region and adjacent regions of Kazakhstan. Part 2. Snakes (Reptilia: Squamata: Serpentes), Selevinia. 2005. P. 49–56.
- Elith J., Graham C. H., Anderson R. P., Dudik M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R. J., Huettmann F., Leathwick J. R., Lehmann A., Li J., Lohmann L. G., Loiselle B. A., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., Overton J. McC., Peterson A. T., Phillips S. J., Richardson K. S., Scachetti-Pereira R., Schapire R. E., Soberon J., Williams S., Wisz M. S. and Zimmermann N. E. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data, Ecography. 2006. No. 29. P. 129–151.
- Elith J., Phillips S. J., Hastie T., Dudik M., Chee Y. E., Yates C. J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists, Diversity and Distributions. 2011. Vol. 17. P. 43–57.
- Elpat'evskiy V. S. Reptiles and amphibians collected by the Balkhash expedition in 1903 on the banks of lake Balkhash and the Ili river, Izvestiya Turkestanskogo otdeleniya IRGO. T. 4. Nauchnye rezul'taty Aral'skoy ekspedicii. No. 7. Tashkent, 1907. P. 49–59.
- Eremchenko V. K. Panfilov A. M. Carinenko E. I. New data on the distribution of reptiles in the Tien Shan and North-Eastern Gissar-Alay, Vestnik Kyrgyzskogo gosudarstvennogo nacional'nogo universiteta.

- Biologiya. 2000. Ser. 3, No. 2. P. 25–28.
- Felding A. H., Bell J. F. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models, *Environmental Conservation*. 1997. Vol. 24, No. 1. P. 38–49.
- Fomina M. I. Ecology of the steppe viper in the Chu-Ili interfluvium and snake nursery: Abstract of PhD thesis. Tashkent, 1966. 21 p.
- Freitas I., Ursenbacher S., Mebert K., Zinenko O., Schweiger S., Wüster W., Brito J.C., Crnobrnja-Isailović J., Halpern B., Fahd S., Santos X., Pleguezuelos J. M., Joger U., Orlov N., Mizsei E., Lourdaís O., Zufi M. A. L., Strugariu A., Zamfirescu S. R., Martínez-Solano Í., Velo-Antón G., Kaliontzopoulou A., Martínez-Freiria F. Evaluating taxonomic inflation: towards evidence-based species delimitation in Eurasian vipers (Serpentes: Viperinae), *Amphibia-Reptilia*. 2020. Vol. 41, No. 3. P. 285–311.
- Frolova E. N. Gaponov S. P. Eastern steppe viper *Vipera renardi* (Christoph, 1861) in the Divnogorye museum-reserve, *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN*. 2017. No. 7. P. 93–99.
- Gagina T. N. Skalon V. N. Reptiles of Eastern Siberia, *Gerpetologiya*. Tashkent: Nauka, 1965. P. 17–23.
- Garanin V. I. Pavlov A. V. Bakiev A. G. Steppe viper, or Renard's viper *Vipera renardi* (Christoph, 1861), Zmei Volzhsko-Kamskogo kraya. Samara: Izd-vo Samarskogo nauchnogo centra RAN, 2004. C. 61–90.
- Garanin V. I. Amphibians and reptiles of the Volga-Kama region. M.: Nauka, 1983. 176 p.
- Giovanelli G. R., Haddad C. F. B., Alexandrino J. Predicting the potential distribution of the alien invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Brasil, *Biol. Invasions*. 2007. Vol. 10, No. 5. P. 585–590.
- Gloyd H. K., Conant R. Snakes of the Agkistrodon Complex. A monographic review, SSAR. Contributions to Herpetology. No. 6. Oxford, Ohio, 1990. 614 p.
- Golovcov D. E. Vertebrates of the Chatkal Reserve, *Trudy Chatkal'skogo gosudarstvennogo biosfernogo zapovednika*. 2007. No. 6. P. 178–220.
- Golubev M. L. New finds of amphibians and reptiles in Kazakhstan, *Vestnik zoologii*. 1990. No. 5. P. 76–78.
- Golubev M. L. *Phrynocephalus guttatus* (Gmel.) or *Ph. versicolor* Str. (Reptilia, Agamidae): what kind of toadhead agama lives in Kazakhstan?, *Vestnik zoologii*. 1989. No. 5. P. 38–46.
- Grazhdankin A. V. Reactions of reptiles of arid territories to high temperatures and insolation, *Zoologicheskii zhurnal*. 1973. T. 52, No. 4. P. 552–560.
- Groff L. A., Marks Sh. B., Hayes M. P. Using Ecological Niche Models to Direct Rare Amphibian Surveys: A Case Study Using the Oregon Spotted Frog (*Rana pretiosa*), *Herpetological Conservation and Biology*. 2014. Vol. 9, No. 2. P. 354–368.
- Gvoždík V., Jandzik D., Cordos B., Rehák I., Kotlík P. A mitochondrial DNA phylogeny of the endangered vipers of the *Vipera ursinii* complex, *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2012. No. 62. P. 1019–1024.
- Hamitov A. Zh. Species diversity, expansion, distribution of snakes in the forest-steppe and steppe zones of Kazakhstan, *Principy ekologii*. 2016. T. 5, No. 3. P. 154–155.
- Hinkle D. E., Wiersma W., Jurs S. G. *Applied Statistics for the Behavioral Sciences*. 5th ed. Boston: Houghton Mifflin, 2003. 756 p.
- Ishunin G. I. Poisonous snakes of Uzbekistan. Tashkent: Izd-vo AN UzSSR, 1950. 31 p.
- Jueterbock A., Smolina I., Coyer J. A., Hoarau G. The fate of the Arctic seaweed *Fucus distichus* under climate change: an ecological niche modeling approach, *Ecology and Evolution*. 2016. Vol. 6, No. 6. P. 1712–1724.
- Karpenko V. P. Distribution and ecology of the Halys pit viper *Ancistrodon halys* (Pallas, 1779): Abstract of the dissertation for the degree of Candidate of Biological Sciences. Tashkent: Izd-vo AN UzSSR, 1958. 19 p.
- Karpenko V. P. On the ecology of the steppe viper *Vipera ursini renardi* (Christoph) in the spring-summer season, *Yadovitye zhivotnye Sredney Azii i ih yady: Materialy Sredneaziatskoy konf.*, 1–3 oktyabrya 1968 g. Tashkent, 1970. P. 77–87.
- Kaschenko N. F. Results of the Altai zoological expedition in 1898. Vertebrates. With tables 1-4. Tomsk: Tipo-litografiya M. N. Kononova i I. F. Skulimovskogo, 1899. 158 p.
- Kaschenko N. O. Reptiles collected by the Central Asian expeditions of prof. V.V. Sapozhnikov in 1902–1906 and 1908, *Ezhegodnik Zoologicheskogo muzeya Imperatorskoy Akademii nauk*. SPb., 1909. P. 119–130.
- Kashkarov D. N. Ecological sketch of the region of lakes: Biili-kul, Ak-kul, and Ashchi-kul of the Aulieata district. Tashkent: Izd-vo Sredn, Aziat. gop. un-ta, 1928. 55 p. (Trudy Sredne-Aziatskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 8-a. Zoologiya. No. 2).
- Kashkarov D. N. Zoecological sketch of the eastern part of the Betpak-Dala desert. Tashkent: Izd-vo Sredneaziatskogo gop. un-ta, 1935. 30 p.
- Kassal B. Yu. Common viper *Vipera berus* (Linnaeus, 1758), *Krasnaya kniga Omskoy oblasti*. Omsk: Izd-vo OmGPU, 2006. P. 71–72.
- Kireev V. A. Amphibians and reptiles of the Zheltau ridge, *Voprosy gerpetologii*. L.: Nauka, 1981. P. 64–65.
- Kolbincev V. G. Fauna and distribution of amphibians and reptiles of Small Karatau and adjacent territories,

- Gerpetologicheskie issledovaniya v Kazahstane i sopredel'nyh stranah. Almaty, 2010. P. 100–117.
- Kolobaev N. N. On the influence of microclimate on the morphological features of the Halys pit viper, Vliyanie izmeneniya klimata na ekosistemy basseyna reki Amur. M.: WWF Rossii, 2006. P. 120–128.
- Kostin V. P. Notes on the distribution and ecology of amphibians and reptiles of the ancient delta of the Amu Darya and Kara-Kalpak Ustyurt, Trudy Instituta zoologii i parazitologii AN Uzb SSR. T. 5. Zoologicheskii sbornik. Tashkent, 1956. P. 47–66.
- Kotlov A. A. Species composition and distribution of amphibians and reptiles of southwestern Kulunda, Altayskiy zoologicheskii zhurnal. 2008. No. 2. P. 131–134.
- Kovalenko V. G. Steppe viper: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. Alma-Ata, 1952. 12 p.
- Kren' A. K. Materials on the fauna of reptiles and mammals of the Arys-Kum desert, Uchenye zapiski Alma-Atinskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo i uchitel'skogo institutov. 1953. T. 3, No. 2. P. 134–150.
- Kropachev I. I. Orlov N. L. A new subspecies of the Halys pit viper *Gloydius halys* (Pallas, 1776) (Viperidae, Crotalinae) from Tuva and western Mongolia, Trudy Zoologicheskogo instituta RAN. 2017. T. 321, No. 2. P. 129–179.
- Kropachev I. I. Analysis of the geographical and landscape distribution of amphibians and reptiles in the Republic of Tuva, Trudy Zoologicheskogo instituta RAN. 2014. T. 318, No. 4. P. 486–562.
- Kubykin R. A. Ecological and faunistic review of the reptiles of the islands of Alakol lake, Izvestiya AN KazSSR. 1975. No. 3. P. 10–16.
- Kubykin R. A. The amazing world of reptiles. M.: Nauchnyy mir, 2003. 264 p.
- Kubykin R. A., Brushko Z. K. Contemporary spreading and information on *Agkistrogon halys caraganus* Eichwald, 1831 (Reptilia, Crotalidae) numbers in Kazakhstan, Bectnik KazGU. Ser. biologicheskaya. 1998. No. 6. P. 9–13.
- Kuranova V. N. Kolbincev V. G. Biology of the common adder (*Vipera berus*) in the Tomsk region, Voprosy gerpetologii. L.: Nauka, 1981. P. 80–81.
- Kuranova V. N. Simonov E. P. Yarcev V. V. Shamgunova R. R. Starikov V. P. Diversity, distribution and conservation status of reptiles in Western Siberia, Gerpetologicheskie issledovaniya v Kazahstane i sopredel'nyh stranah. Almaty, 2010. 149 p.
- Kuranova V. N. Zinchenko V. K. Population differences in bioproductivity indicators of the common adder in the South-East of Western Siberia, Voprosy gerpetologii. L.: Nauka, 1985. P. 118–119.
- Lada G. A. Moulting and seasonal feeding activity of the common adder in the Tambov region, Voprosy gerpetologii. L.: Nauka, 1981. P. 82.
- Le Neve A., Gouraud C., Morion F., Judas J. Kazakhstan Nature Trip Report 2009. National Avian Research Center, ResearchGate. 2010. URL: https://www.researchgate.net/publication/309533797_Kazakhstan_Nature_Trip_Report_2009 (data obrascheniya: 12.05.2019).
- Lesnyak A. P. Confinement to shelters and daily activity of the western Halys pit viper in South Kazakhstan, Pozvonochnye zhivotnye Sredney Azii. Tashkent: Fan, 1966. P. 187–193.
- Lisovskiy A. A. Obolenskaya E. V. A study of the distribution ranges of small mammals from South-Eastern Transbaikalia with ecological niche modeling methods, Zhurnal obschey biologii. 2014. T. 75, No. 5. P. 353–371.
- Liu C., White M., Newell G. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data, Journal of Biogeography. 2013. Vol. 40, No. 4. P. 778–789.
- Makarova T. N. Morphological characteristics of newborn Renard's vipers *Vipera renardi* from the Lower Volga region, Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii. 2013. T. 22, No. 4. P. 36–39.
- Malmanov B. D. Report on the implementation of scientific research for 1987 on the topic: Herpetofauna of the Western chin of Ustyurt, the Karynzhyark depression and adjacent areas. Novyy-Uzen', 1987. 10 p.
- Markov G. S. Bogdanov O. P. Fomina M. I. Chernobay V. F. Parasite fauna of the steppe viper – *Vipera ursini* (Bonaparte) in Kazakhstan, Voprosy gerpetologii i toksikologii zmeinyh yadov. Tashkent: Nauka, 1966. P. 22–26.
- Merow C., Smith M. J., Silander J. A. Jr. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter, Ecography. 2013. No. 36. P. 1058–1069.
- Mil'ko D. A. Panfilov A. M. Amphibians and reptiles, Krasnaya kniga Kyrgyzskoy Respubliki. 2-e izd. Bishkek: GAOOSiLH, BPI NAN KR, EDK «Aleyne», 2007. P. 315–345.
- Nakarenok E. G. Ecological aspects of the formation of the herpetofauna of the northern Caspian and the trends of its modern development: Dissertations for the degree of candidate of biological sciences. N. Novgorod, 2002. 206 p.
- Nekrasova O. D. Titov V. M. Modeling and bioclimatic analysis of changes in the range of dice snake *Natrix tessellata* (Reptilia, Colubridae) in Ukraine, Praci ukraïns'kogo gerpetologichnogo tovaristva. 2014. No. 5. P. 80–83.
- Nikol'skiy A. M. Fauna of Russia and adjacent countries. Reptiles (Reptilia). Vol. 2. Ophidia. Pg.:

- Imperatorskaya akademiya nauk, 1916. 350 p.
- Nikol'skiy A. M. On the vertebrate fauna of the bottom of the Balkhash Basin. SPb., 1887. 130 p.
- Nikol'skiy A. M. Reptiles and amphibians collected by P.P. Sushkin in the Turgai region, Bull. Natur. de Moscou. 1899. No. 4. P. 366–368.
- Nilson G., Andren C. The Meadow and Steppe vipers of Europe and Asia – The *Vipera (Acridophaga) ursinii* complex, Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 2001. Vol. 47, No. 2-3. P. 87–267.
- Nuridzhanov D. A. Abduraupov T. V. Gricyna M. A. Results of a herpetological survey of the southern and central parts of the Ustyurt plateau and the Sarykamysh basin (Republic of Uzbekistan), Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. Ekologiya i prirodopol'zovanie. 2019. T. 5, No. 1. P. 74–99.
- Nuridzhanov D. A. The current state of the abundance and distribution of reptiles on the Ustyurt Plateau (Uzbekistan), Nazemnye pozvonochnye zhivotnye aridnyh ekosistem: Materialy Mezhdunar. konf., posvyasch. pamyati N. A. Zarudnogo (Tashkent, 24–27 oktyabrya 2012 g.). Tashkent, 2012. P. 248–252.
- Ogurcov S. S. Modeling of habitat suitability and distribution of brown bear (*Ursus arctos*) in the Southern taiga subzone using the method of maximum entropy, Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka. 2019. Vol. 4, Issue 4. P. 34–64.
- Okulova N. M. K biologii stepnoy gadyuki (*Vipera ursini*) v Zapadnom Kazahstane [On the biology of the steppe viper (*Vipera ursini*) in Western Kazakhstan, Voprosy gerpetologii. L.: Nauka, 1981. P. 93–94.
- Orlov N. L., Barabanov A. V. Analysis of Nomenclature, Classification, and Distribution of the *Agkistrodon halys* – *Agkistrodon intermedius* Complexes: a Critical Review, Russian Journal of Herpetology. 1999. Vol. 6, No. 3. P. 167–192.
- Orlova V. F. Terbish H. Materials on the herpetofauna of the Dzungarian Gobi, Gerpetologicheskie issledovaniya v Mongol'skoy Narodnoy Respublike: Sbornik nauchnyh trudov. M., 1986. P. 95–110.
- Pallas P. S. Bemerkungen auf einer Reise in die sudlichen statthalterschaften des Russischen Reichs in den jahren 1793 und 1794. Erster Band. Leipzig: G. Martini, 1799. 516 p.
- Pallas P. S. Travelling to different provinces of the Russian Empire. Part 1. SPb., 1773. 658 p.
- Paporotnyy D. I. On the biology of Halys pit viper in the conditions of Barsa-Kelmes Island, Trudy gosudarstvennogo zapovednika Barsa-Kel'mep. Vyp. 1. Alma-Ata, 1950. P. 136–146.
- Paraskiv K. P. Butovskiy P. M. About the fauna of amphibians and reptiles of Western Kazakhstan, Trudy Instituta zoologii AN Kaz. SSR. 1960. T. 13. P. 148–159.
- Paraskiv K. P. Reptiles of Kazakhstan. Alma-Ata: Izd-vo AN KazSSR, 1956. 228 p.
- Pavlov A. V. Petrova I. V. Karmazina I. O. Orthoptera (Orthoptera) in the diet of the eastern steppe viper (*Vipera renardi*) at the northern limit of the range, Voprosy gerpetologii. SPb., 2011. P. 208–212.
- Pavlov A. V. Zinenko A. I. Yoger U. Shtumpel' N. Petrova I. V. Malenev A. L. Zayceva O. V. Shurshina I. V. Bakiev A. G. Natural hybridization of eastern steppe vipers *Vipera renardi* and common adder *V. berus*, Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossiyskoy akademii nauk. 2011. T. 13, No. 5. P. 172–178.
- Pestinskiy B. V. Materials on the biology of poisonous snakes in Central Asia, their catching and keeping in captivity, Trudy Uzbekistanskogo Zoologicheskogo sada. T. 1. Tashkent: Gostehizdat UzSSR, 1939. P. 38–53.
- Pestov M. V. Saraev F. A. Ageev V. S. New finds of reptiles in the Northern Caspian (Republic of Kazakhstan), Sovremennaya gerpetologiya. 2011. T. 11, No. 3/4. P. 192–195.
- Pestov M. V. Saraev F. A. Findings of nests of some raptors on the Akkeregeshin Cretaceous plateau, Atyrau region, Kazakhstan, Pernatye hischniki i ih ohrana. 2009. No. 15. P. 132–133.
- Pestov M. V. Halys pit viper – a new species of fauna of the Novosibirsk region, Zemnovodnye i presmykayushiesya Novosibirskoy i Tomskoy oblastey: Inform. materialy k gerpetofaune Sibiri. Novosibirsk: Izd-vo Novosib. gop. ped. un-ta, 2003. P. 35–38.
- Petrov V. Yu. Krymov N. G. Steppe viper – *Vipera ursini* (Bonaparte, 1835), Krasnaya kniga Altayskogo kraya. Redkie i nahodyaschiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnyh. T. 2. Barnaul: Izd-vo Altayskogo un-ta, 2016. P. 108–110.
- Petrova I. V. Pavlov A. V. Chizhikova N. A. Naumkina N. A. Status of common adder (*Vipera berus* L.) populations in PAs depending on indicators of anthropogenic load, Principy i sposoby sohraneniya bioraznoobraziya: Materialy III Vserop. nauch. konf. Yoshkar-Ola; Puschino: Mar. gop. un-t, 2008. P. 570–573.
- Phillips S. J., Anderson R. P., Schapire R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions, Ecological Modelling. 2006. Vol. 190. P. 231–259.
- Phillips S. J., Dudik M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation, Ecography. 2008. Vol. 31. P. 161–175.
- Phillips S. J., Dudik M., Schapire R. E. A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling, Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning. Banff, 2004. P. 655–662.

- Pomazenko O. A. Tabachishin V. G. Morphogenetic characteristics of populations of the eastern steppe viper *Vipera renardi* in the lower Volga region and adjacent territories, *Izvestiya Saratovskogo universiteta. Nov. ser. Ser. Himiya. Biologiya. Ekologiya*. 2017. T. 14, No. 4. P. 104–109.
- Popov V. A. Lukin A. B. Animal world of Tataria. (Vertebrates). Kazan': Tatgosizdat, 1949. 218 p.
- Popudina A. D. Features of the lifestyle of the common adder in the south of the Ob forest zone, *Fauna i ekologiya zhivotnyh Priob'ya. Vyp. 133*. Novosibirsk, 1976. P. 51–54.
- Prokopov K. P. Herpetofauna of the Katon-Karagai State National Natural Park, *Trudy Katon-Karagayskogo gosudarstvennogo nacional'nogo prirodnogo parka. T. 1. Ust'-Kamenogorsk: Profit*, 2006. P. 131–147.
- Radzhabov B. Yadgarov T. Davlyatov Ya. D. Some rare and endangered snake species of Uzbekistan, *Ohrana zhivotnogo mira i rasteniy Uzbekistana: Tez. dokl. konf. Tashkent: Fan*, 1978. P. 32–33.
- Ruzskiy M. D. Zoodynamics of the Baraba steppe, *Trudy Tomskogo universiteta*. 1946. No. 97. P. 17–68.
- Saraev F. A. Pestov M. V. To the cadastre of reptiles of the Northern and North-Eastern Caspian, *Gerpetologicheskie issledovaniya v Kazahstane i sopredel'nyh stranah. Almaty*, 2010. P. 172–191.
- Selevin V. A. Faunistic materials, *Trudy Sredneaziatskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 8-a. Zoologiya*. 1935. No. 21. P. 20–22.
- Semenov D. V. Shenbrot G. I. Materials on the herpetofauna of southeast Mongolia, *Gerpetologicheskie issledovaniya v Mongol'skoy Narodnoy Respublike: Sb. nauch. tr. M.*, 1986. P. 110–119.
- Shammakov S. Reptiles of lowland Turkmenistan, *AN Turkmenskoy SSR. Institut zoologii. Ashhabad: Ylym*, 1981. 311 p.
- Shebzuhova E. A. Reptiles of the steppe zone of the Adygei Autonomous Region, *Voprosy gerpetologii. L.: Nauka*, 1981. P. 155–156.
- Shi J. Yang D. Zhang W. Li P. Ding L. In Chinese
- Shilov M. N. A case of carrion eating by Halys pit viper, *Byulleten' MOIP. Otd. biol.* 1956. T. 61, No. 4. Iyul'-Avgust. P. 86.
- Shilov M. N. Materials on terrestrial vertebrates of Kazakhstan, *Trudy Instituta zoologii AN KazSSr*. 1961. T. 15. P. 170–176.
- Shilov M. N. Notes on some reptiles of the Northern Aral Sea, *Trudy Instituta zoologii AN KazSSR*. 1961. T. 15. P. 170–177.
- Shilova E. S. About wintering of the Halys pit viper, *Byulleten' MOIP. Otd. biol.* 1956. T. 61. No. 4. Iyul'-Avgust. P. 86–87.
- Shnitnikov V. I. Reptiles of Semirechye, *Trudy obschestva izucheniya Kazahstana. T. 8, No. 3. Kzyl-Orda: Izdanie obschestva izucheniya Kazahstana*, 1928. 85 p.
- Shul'pin L. M. Materials on mammals and reptiles of the Talas Alatau, *Izvestiya AN KazSSR. Ser. biol.* 1948. T. 51, No. 7. P. 65–83.
- Shutova Yu. V. Class Reptiles Reptilia, *Krasnaya kniga Altayskogo kraya. Redkie i nahodyaschiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnyh. T. 2. Barnaul: OAO «IPP «Altay»*, 2006. P. 43–46.
- Sidorov S. A. Amphibians and reptiles of the Aral Sea, *Byulleten' MOIP. Otd. biol.* 1925. T. 33, No. 1-2. P. 188–200.
- Sillero N., Campos J., Bonardi A., Corti C., Creemers R., Crochet P., Isailović J. C., Denoël M., Ficetola G. F., Gonçalves J., Kuzmin S., Lymberakis P., de Pous Ph., Rodríguez A., Sindaco R., Speybroeck J., Toxopeus B., Vieites D. R., Vences M. Updated distribution and biogeography of amphibians and reptiles of Europe, *Amphibia-Reptilia*. 2014. Vol. 35, No. 1. P. 1–31.
- Simonov E. P. Clarification of the northern border of the range of the Halys pit viper (*Gloydius (Agkistrodon) halys*) and its biotope confinement in the territory of Western Siberia, *Zoologiya. Ser. biol.* 2008. P. 65–70.
- Sindaco R., Venchi A., Grieco C. The Reptiles of the Western Palearctic. 2. Annotated checklist and distributional atlas of the snakes of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia, with an update to the Vol. 1. Letina (Italy): Edizioni Belvedere, 2013. 544 p.
- Smirin V. M. On the nesting of the short-toed snake-eagle in the Aral, *Zoologicheskiy zhurnal*. 1959. T. 38, No. 11. P. 1756–1757.
- Smirnovskiy B. N. Poisonous snakes of Kazakhstan and their significance as pests in animal husbandry: Abstract of the dissertation of the candidate of biological sciences. Alma-Ata, 1961. 15 p.
- Smirnovskiy B. N. Poisonous snakes of Kazakhstan. Alma-Ata: Kazsel'hozgiz, 1963. 64 p.
- Sokolov A. S. On the variability of the pylaeus of the common adder (*Vipera berus*) of the Oka-Don Plain, *Voprosy gerpetologii. Puschino; M.*, 2001. P. 270–272.
- Stohlgren T. J., Jarnevich C. S., Esaias W. E., Morisette J. T. Bounding species distribution models, *Current Zoology*. 2011. Vol. 57, No. 5. P. 642–647.
- Tabachishin V. G., Yermokhin M. V. Distribution of *Vipera renardi renardi* (Christoph, 1861), in the Saratov region, Russian Federation, *Herpetozoa*. 2019. Vol. 31, No. 3-4. P. 233–235.
- Tabachishina I. E. Tabachishin V. G. Shlyahtin G. V. To clarify the northern border of the distribution of the eastern steppe viper (*Vipera renardi*) in the Volga region, *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*.

2007. No. 3. P. 271–277

- Tabachishina I. E. Tabachishin V. G. Zav'yalov E. V. Morphoecological characteristics of the Lower Volga populations of the steppe viper (*Vipera ursini*), *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2002. No. 1. P. 76–81.
- Terent'ev P. V. Chernov S. A. Key to reptiles and amphibians. M.: Sov. nauka, 1949. 340 p.
- Tkachenko S. V. Verzhuckiy D. B. Holin A. V. Discovery of the Halys pit viper (*Agkistrodon halys* Pall., 1775) in Southwestern Tuva, *Baykal'skiy zoologicheskiy zhurnal*. 2010. T. 2, No. 5. P. 34–35.
- Toporkova L. Ya. Amphibians and reptiles of the Urals, *Fauna evropeyskogo Severa, Urala i Zapadnoy Sibiri*. Sverdlovsk: Ural'skiy rabochiy, 1973. P. 84–117.
- Tupikov A. I. Ukrainskiy P. A. Comparative analysis of different approaches to modeling the species range in the Maxent program (on the example of the patterned snake and the steppe viper), *Nauchnye vedomosti Belgorodskogo gosuniversiteta. Seriya Estestvennye nauki*. 2016. T. 4 (225), No. 34. P. 71–84.
- Tupikova N. V. Komarova L. V. Principles and methods of zoological mapping. M.: Izd-vo MGU, 1979. 192 p.
- Vakker V. G. Parasite fauna of reptiles in the south of Kazakhstan and their role in the circulation of some human and animal helminths: Dip. ... kand. biol. nauk. Alma-Ata: Institut zoologii AN KazSSR, 1971. 365 p.
- Vashetko E. V. Chikin Yu. A. Hodzhaev A. F. Nuridzhanov A. S. Herpetofauna of the Western Tien Shan, *Sovremennaya gerpetologiya*. 2003. T. 2. C. 24–38.
- Vedmederya V. I. Zinenko A. I. Goncharenko L. A. Catalog of the collections of the Museum of Nature of V. N. Karazin Kharkiv National University. *Serpents (Reptilia: Serpentes)*. Har'kov, 2007. 82 p.
- Velikanov V. P. About the herpetofauna of the Sarykamysh depression, *Voprosy gerpetologii*. L.: Nauka, 1977. P. 56–57.
- Vershinin V. L. Amphibians and reptiles of the Urals. Ekaterinburg: UrO RAN, 2007. 227 p.
- Vozniyuchuk O. P. Kuranova V. N. Amphibians and reptiles of the Katunsky Reserve and adjacent territory (Central Altai), *Sovremennaya gerpetologiya*. 2008. T. 8, No. 2. P. 101–117.
- Wang T., Wang G., Innes J., Nitschke C., Kang H. Climatic niche models and their consensus projections for future climates for four major forest tree species in the Asia–Pacific region, *Forest Ecology and Management*. 2016. No. 360. P. 357–366.
- Yakovlev V. A. Cadastre of amphibians and reptiles of the Republic of Altai, *Zhivotnyy mir Altae-Sayanskoy gornoy strany: Sb. nauch. tr. Gorno-Altaysk: RIO «Univer-Print» GAGU*, 1999. P. 175–214.
- Yakovlev V. A. On the issue of the eastern border of the range of the steppe viper, *Biologicheskie resursy Altayskogo kraya i perspektivy ih ispol'zovaniya: Tez. dokl. k konf. Barnaul*, 1984. P. 41.
- Yakovlev V. A. Steppe viper – *Vipera ursini* (Bonaparte, 1835), *Krasnaya kniga Respubliki Altay (zhivotnye, 3-e izd.)*. Gorno-Altaysk, 2017. P. 117–118.
- Yakovleva I. D. Reptiles of Kyrgyzstan. Frunze: Izd-vo AN Kirg. SSR, 1964. 273 p.
- Zav'yalov E. V. Tabachishin V. G. Shlyahtin G. V. Kaybeleva E. I. Mosolova E. Yu. Tabachishina I. E. Yakushev N. N. Cataloging of zoological collections. Issue 2. Stock collections in the herpetofauna monitoring system. Saratov: Izd-vo Sarat. un-ta, 2006. 96 p.
- Zhao E. M., Huang M. H., Zhong Y. *Fauna Sinica: Reptilia*. Vol. 3. Squamata, Serpentes. Beijing: Science Press, 1999. 460 p.
- Zhdokova M. K. Distribution and some aspects of morphology of the steppe viper *Vipera ursinii* in Kalmykia, *Sovremennaya gerpetologiya*. 2003a. T. 2. P. 143–147.
- Zhdokova M. K. Ecological and morphological analysis of the amphibian and reptile fauna of Kalmykia: Dip. ... kand. biol. nauk. Saratov, 2003b. 262 p.
- Zima Yu. A. The current state of the population of the steppe viper *Vipera renardi* (Christoph, 1861) in the foothills of the Trans-Ili Alatau (Almaty region), *Zoologicheskie issledovaniya za 20 let nezavisimosti Respubliki Kazahstan: Materialy Mezhdunar. nauch. konf. Almaty*, 2011. C. 241–242.
- Zinchenko V. K. Zinchenko Yu. K. Distribution of amphibians and reptiles of the Markakol state reserve, *Ohrana okruzhayushey sredy i prirodopol'zovanie Priirtysh'ya*. Ch. 2. Ust'-Kamenogorsk, 1990. P. 141–143.
- Zinenko O., Stümpel N., Mazanaeva L. F., Bakiev A., Shiryaev K., Pavlov A., Kotenko T., Kukushkin O., Chikin Y., Duisebayeva T., Nilson G., Orlov N. L., Tuniyev S. B., Ananjeva N. B., Murphy R. W., Joger U. Mitochondrial phylogeny shows multiple independent ecological transitions and northern dispersion despite of Pleistocene glaciations in meadow and steppe vipers (*Vipera ursinii* and *Vipera renardi*), *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2015. No. 84. P. 85–100.