

Обзорная статья

УДК 576.316

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-268-285>

## РОД *NAJA* (ELAPIDAE, SERPENTES) (НАСТОЯЩИЕ КОБРЫ): АКТУАЛЬНАЯ СИСТЕМАТИКА, ТОКСИНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ

Д. Б. Гелашвили ✉, Е. Б. Романова

*Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет*

*им. Н. И. Лобачевского*

*Россия, 603950, г. Нижний Новгород, просп. Гагарина, д. 23*

Поступила в редакцию 27.12.2024 г., после доработки 24.01.2025 г., принята 28.01.2025 г., опубликована 15.10.2025 г.

**Аннотация.** В обзоре мировой литературы представлена актуальная систематика, зоогеография, токсинология наиболее опасных и ядовитых змей рода *Naja* (настоящие кобры), включая вопросы происхождения, распространения и механизма реализации токсического эффекта у экологической группы «плюющихся кобр» (spitting cobras). Кобры являются одними из самых известных змей в мире, тем не менее, вплоть до конца XX в. систематика кобр оставалась на удивление слабо изученной. Применение молекулярно-филогенетических методов исследования привело к «афро-азиатской гонке разнообразия»: увеличению числа признанных африканских и азиатских видов кобр, что потребовало поистине «революционного» для герпетологии введения ранга подрода, сохраняя при этом номенклатурную стабильность группы знаковых видов. Вопросы систематики кобр имеют не только важный теоретический, но и сугубо прикладные – медицинский и зоотоксикологический аспекты. Неполное (или спорное) понимание систематического положения вида может привести к драматическим ошибкам при лечении отравлений змеиным ядом, а наиболее часто – к некорректному применению моновалентных противозмеиных сывороток, поскольку также часто близкородственные и очень близкие и похожие виды змей могут иметь разные по составу, а значит и по механизму действия, яды. Кобры относятся к первично-ядовитым вооруженным активно-ядовитым животным, что способствует пластичному приспособлению к среде. Поэтому рассмотрение современного состояния исследований уникального набора полипептидных токсинов яда кобр, служащих химическими факторами (алломонами) межвидовых (аллелохимических) взаимодействий, имеет важное теоретическое и практическое значение. Подобные примеры можно найти среди животных многих систематических групп, но у кобр удивительным образом сбалансированы различные способы охоты и защиты с помощью ядовитого аппарата – парентеральное введение яда при укусе и выбрасывание («выплёвывание») при дистанционном контакте.

**Ключевые слова:** *Naja* (настоящие кобры), «плюющиеся» кобры, алломоны, полипептидные токсины

✉ Для корреспонденции. Кафедра экологии Института биологии и биомедицины Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского.

ORCID и e-mail адреса: Гелашвили Давид Бежанович: <https://orcid.org/0009-0008-3664-8112>, [gelashvili.david@gmail.com](mailto:gelashvili.david@gmail.com); Романова Елена Борисовна: <https://orcid.org/0000-0002-1925-7864>, [romanova@ibbm.unn.ru](mailto:romanova@ibbm.unn.ru).

## РОД *Naja* (ELAPIDAE, SERPENTES) (НАСТОЯЩИЕ КОБРЫ)

Соблюдение этических норм. Исследования проводили без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Гелаишвили Д. Б., Романова Е. Б. Род *Naja* (Elapidae, Serpentes) (настоящие кобры): актуальная систематика, токсинологическая характеристика и экологические группы // Поволжский экологический журнал. 2025. № 3. С. 268 – 285. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-268-285>

### ВВЕДЕНИЕ

Кобра<sup>1</sup> – традиционное название некоторых ядовитых змей из семейства аспидов (Elapidae), в современной научной классификации не образующих единой таксономической группы. Способны в случае опасности раздвигать грудные рёбра, образуя подобие капюшона. В основном кобрами называют представителей рода *Naja* (Настоящие кобры). Однако это название сохраняется и для некоторых других родов того же семейства: *Aspidelaps* (Щитковые кобры), *Boulengerina* (Водяные кобры), *Hemachatus* (Ошейниковые кобры), *Ophiophagus* (Королевские кобры), *Pseudohaje* (Лесные кобры), *Walterinnesia* (Пустынные кобры).

С точки зрения популярности, кобры являются одними из самых известных змей в мире. Их характерная оборонительная поза и ядовитая природа на протяжении тысячелетий захватывали человеческое воображение и сделали их культурными иконами и объектами почитания во многих частях света. Способность некоторых видов «плевать» ядом в противника еще больше увеличило известность кобр. Несмотря на высокую популярность этих змей, их систематика оставалась на удивление слабо изученной до недавнего времени. Ситуация резко изменилась в конце XX в. в связи с применением молекулярно-филогенетических методов исследований и получила название «афро-азиатской гонки разнообразия», поскольку число признанных африканских видов *Naja* с 1968 г. увеличилось с 4 до 8 (Broadley, 1995; Spawls, Branch, 1995), а число азиатских видов – с 1 до 11 (Wüster, 1996; Slowinski, Wüster, 2000). В данном случае, касающегося одной из наиболее опасных и ядовитых змей в мире, вопросы систематики имеют не только важный теоретический, но и сугубо прикладной – медицинский и зоотоксикологический<sup>2</sup> аспект. Неполное (или спорное) понимание систематического положения вида может привести к драматическим ошибкам при лечении отравлений змеиным ядом, а наиболее часто – к некорректному применению моновалентных противозмеиных сывороток, поскольку также часто близкородственные и очень близкие и похожие виды змей могут иметь разные по составу, а значит и по механизму действия, яды.

---

<sup>1</sup> Cobra (порт.) – змея.

<sup>2</sup> Зоотоксикология – составная часть токсикологии – науки, изучающей природные яды (животного, растительного и микробного происхождения) (Gelashvili et al., 2015).

Предлагаемый обзор мировой литературы позволит отечественным специалистам познакомиться с новыми фундаментальными фактами и идеями в активно развивающейся области изучения змей рода *Naja* – систематике, зоогеографии, токсинологии, включая вопросы происхождения, распространения и механизма реализации токсического эффекта у экологической группы «плюющих кобр» (spitting cobras).

### Актуальная систематика рода *Naja* Laurenti, 1768

До недавнего времени все азиатские популяции кобр считались принадлежащими к одному единственному виду *N. naja* (индийская кобра). Равным образом, среди африканских *Naja* до 1968 г. все популяции этой группы рассматривались как часть одного вида, *N. nigricollis* (черношейная плюющаяся кобра). Многие проблемы систематики кобр связаны с тем, что эти змеи часто чрезвычайно изменчивы даже внутри популяций, особенно в их окраске и рисунке. Эта изменчивость часто делала идентификацию отдельных экземпляров чрезвычайно сложной, поскольку экземпляры из одной популяции могут отличаться друг от друга больше, чем от представителя популяции, расположенной за тысячи километров. В 2009 г. V. Wallach с соавторами (Wallach et al., 2009) предложили для рода *Naja* ввести ранг подрода, учитывая размер и неоднородность рода, значительное разнообразие входящих в него видов, а также многочисленные, хорошо определенные клады, отличающиеся по анатомии, распространению и экологии. По мнению авторов, ранг подрода<sup>3</sup> идеально подходит для того, чтобы подчеркнуть новое понимание филогении группы, сохраняя при этом номенклатурную стабильность группы знаковых видов. Предлагая подроды внутри рода *Naja*, отражающие его филогенетическую структуру, V. Wallach с соавторами (Wallach et al., 2009) остановились на следующих четырех:

- подрод *Naja* Laurenti, 1768;
- подрод *Uraeus* Wagler, 1830;
- подрод *Boulengerina* Dollo, 1886 и
- подрод *Afronaja* subgen. nov.

Название *Naja*, по одной из версий, происходит от санскритского «nāga» (с твердой буквой «g»), означающего «змея», по другой – от сингальского «Naya», кобра. Подрод *Naja* Laurenti, 1768 включает 11 видов азиатских кобр, в том числе плюющихся (например, *N. samarensis* Peters, 1861, или самарская кобра) и не плюющихся (например, *N. naja* (Linnaeus, 1758), или индийская кобра), которые распространены в Южной и Юго-Восточной Азии и Ост-Индии, от Закаспия до Филиппин и Малых Зондских островов.

Название *Uraeus* происходит от египетского «Урей», или «Орей» – символа богини Ваджет в форме кобры с распростертым капюшоном, который был частью головных уборов египетских божеств и царей в Древнем Египте. Подрод *Uraeus* Wagler, 1830 охватывает 6 видов не плюющихся кобр, обитающих в саваннах и открытых формациях большей части Африки и юге Аравии.

---

<sup>3</sup> Отметим, что ранг подрода сравнительно мало используется в герпетологической таксономии последнего времени, особенно среди змей, в отличие от XIX в.

Название *Boulengerina* дано в честь Д. А. Буленже, известного бельгийского герпетолога и куратора отдела рептилий в Британском музее естественной истории<sup>4</sup> в Лондоне с 1881 по 1920 гг. Подрод *Boulengerina* Dollo, 1886 включает 4 вида не плюющихся африканских кобр, в том числе наземные, водные и полуводноплавающие формы.

Название подрода *Afronaja* – производное от «Africa», где распространены виды подрода и сингальского «Naya», змея или кобра. Подрод *Afronaja* subgen. nov. выделен для семи видов африканских плюющихся кобр.

Таким образом, всего версия V. Wallach с соавторами (Wallach et al., 2009) объединяет в рамках рода *Naja* 28 видов настоящих кобр. Надо принять во внимание, что за истекший с 2009 г. период было описано еще несколько новых видов кобр<sup>5</sup>. Так, например, описаны африканские виды *N. peroescobari* (*Boulengerina*) (кобра эскобара) Ceriaco, Marques, Schmitz & Bauer, 2017 (Центральная Африка); *N. (Boulengerina) guineensis* sp. (черная лесная кобра) Broadley, Trape, Chirio, Ineich & Wüster 2018 (леса Верхней Гвинеи) и *N. (Boulengerina) savannula* sp. (западно-африканская лесная кобра) Broadley, Trape, Chirio & Wüster 2018 (саванны Западной Африки). В озере Май-Ндомбе на северо-западе Демократической Республики Конго обнаружена и описана *N. nana* (карликовая водяная кобра) Collet & Trape, 2020. Эндемиком Египта является не плюющаяся кобра *N. obscura* Saleh & Trape, 2023. На юго-западе Китая, северо-востоке Мьянмы, севере Лаоса, севере Таиланда и северо-западе Вьетнама обитает новый вид *N. fuxi* (коричнево-полосатая кобра) Shi, Vogel, Chen & Ding, 2022.

W. Wüster с соавторами (Wüster et al., 2007) показали, что кобры рода *Naja* образуют три отдельные эволюционные линии, одна из которых имеет две основные подлинии: 1) азиатская линия, представленная *N. kaouthia* (моноклевая кобра), *N. naja* (индийская кобра), *N. siamensis* (сиамская кобра) и *N. sputatrix* (яванская плюющаяся кобра); 2) африканская линия не плюющихся кобр, состоящая из двух родственных линий, одна из которых включает *N. annulifera* (кольчатая курносая кобра), *N. haje* (египетская кобра) и *N. nivea* (капская кобра), другая – *N. melanoleuca* (черно-белая кобра), *Boulengerina annulata* и *Paranaja multifasciata*; 3) африканская линия плюющихся кобр, состоящая из *N. ashei* (коричневая плюющаяся кобра), *N. katiensis* (малийская кобра), *N. mossambica* (мозамбикская плюющаяся кобра), *N. nigricincta* (западная плюющаяся кобра), *N. nigricollis* (черношейная плюющаяся кобра), *N. nubiae* (нубийская плюющаяся кобра) и *N. pallida* (красная плюющаяся кобра) (рис. 1).

Попытка V. Wallach с соавторами (Wallach et al., 2014), а затем L. Ceriaco с соавторами (Ceriaco et al., 2016) поднять новые подроды до полного родового уровня встретила резкое противодействие W. Wüster с соавторами (Wüster et al., 2018), которые заявили, во-первых, об отсутствии обоснования сделанного предложения, а во-вторых, о фактическом подрыве номенклатурной стабильности давно сложившегося рода, что приводит к потере уровня филогенетической информации, передаваемой использованием комбинации род – подрод, и поэтому не рекомендовали поднимать подроды до уровня рода.

<sup>4</sup> В настоящее время – Музей естественной истории в Лондоне.

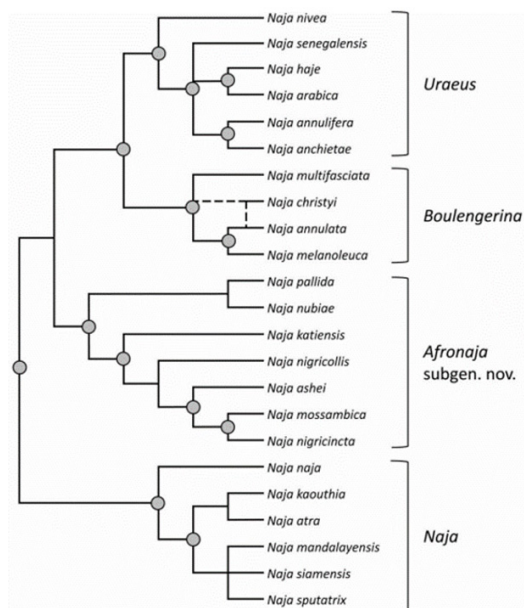
<sup>5</sup> По данным «The reptile database» (версия от 6 января 2025 г.) род *Naja* включает 35 видов.

### Токсикологическая характеристика рода *Naja*

В настоящее время благодаря успехам протеомтики в яде кобр обнаружено и уточнено большое количество ингредиентов, включая ферменты (фосфолипаза А<sub>2</sub>, ацетилхолинэстераза, гиалуронидаза и др.), различные по строению и механизму действия токсические полипептиды и белки, в том числе постсинаптические α-нейротоксины, цитотоксины (кардиотоксины), так называемые «слабые» токсины (weak toxins, WTX), а также высокомолекулярные белки CRISP-типа, ваприны, фактор роста нервов, антикомплемментарные факторы и др. (Fry et al., 2003; Torres et al., 2003; Liu et al., 2017; Adamude et al., 2021; Tan et al., 2022 и др.). Общее представление о токсичности яда кобр дает табл. 1.

Наиболее грозным симптомом отравления ядом кобр является вялый паралич скелетной и дыхательной мускулатуры (курареподобное действие), приводящий к прогрессивному ослаблению дыхания вплоть до полной остановки. Однако сокращения сердца наблюдаются еще в течение нескольких минут. Местные явления при укусах кобр выражены незначительно; напротив, укусы австралийских элапид (тигровой змеи, тайпана и др.) сопровождаются миотоксическими эффектами (отеками с последующей дегенерацией мышечных волокон), что в определенной степени сближает австралийских змей с гадюковыми. Нарушение функций внешнего

дыхания при отравлении ядом элапид носит преимущественно периферический характер, однако полностью исключить действие яда на центральную нервную систему (ЦНС) нельзя. На это указывают не только экспериментальные факты, но и особенности течения клинической картины отравления. У человека, укушенного коброй, после начальной кратковременной фазы возбуждения наблюдается прогрессирующее угнетение функций ЦНС, развивающееся на фоне ослабления дыхания. Больной становится вялым, апатичным, рефлексы затормаживаются, наступает патологический сон, во время которого резко ослабевает тактильная и болевая чувствительность. Смерть наступает от остановки дыхания. Нарушения со стороны сердечно-сосудистой системы затрагивают в основном уровень артериального давления – наблюдается прогрессирующая гипотензия, особенно выраженная при попа-



**Рис. 1.** Схематическое изображение филогении рода *Naja* с указанием признанных подродов (Wallach et al., 2009)

**Fig. 1.** Schematic representation of the phylogeny of the genus *Naja*, indicating the subgenera recognized (Wallach et al., 2009)

дании больших доз яда в общий кровоток (укус вблизи крупных сосудов). Шокогенное действие яда кобры обусловлено не только его токсическими компонентами, но и развитием процессов аутоинтоксикации вследствие усиленного высвобождения в организме физиологически активных веществ: гистамина, простагландинов, эндогенных опиатов и др. Патогенез отравления ядом кобры носит весьма сложный характер, обусловленный, в первую очередь, многокомпонентным составом самого яда. С другой стороны, сам организм представляет для яда своеобразную «мозаичную мишень», в которой отдельные токсические компоненты имеют свои точки приложения: нейротоксины вызывают двигательный паралич, цитотоксины синергично с ферментами модифицируют клеточные мембраны, наконец, развиваются процессы аутоинтоксикации. Наиболее эффективным средством лечения змеиных укусов вообще и кобр в частности является серотерапия. Выпуск противозмеиных сывороток налажен во многих странах мира. Кроме специфической (сывороточной) терапии, важное значение приобретают вопросы неспецифической терапии отравлений ядом кобр. Развивающаяся при отравлении ядом кобры асфиксия представляет собой наиболее важный патологический процесс, на устранение которого должно быть направлено основное внимание. Своевременное и, что важно, продолжительное применение искусственного дыхания на фоне действия симптоматических средств обычно спасает больного.

Своеобразие отравлений ядом кобр заключается еще и в уже упоминавшейся способности некоторых из них, например *N. nigricollis* (черношейная плюющаяся кобра), выплевывать яд на расстояние нескольких метров, при этом капли яда могут попасть в глаз и вызвать как местные (кератиты, иридиоциклиты, конъюнктивиты), так и общие симптомы отравления. Случаи такие отнюдь не редкость, например, в Нигерии из 115 случаев поражений ядом плюющей кобры *N. nigricollis* в 81 случае наблюдались укусы конечностей, а в 34 – попадание в глаз. При своевременном лечении острота зрения может сохраниться.

Далее целесообразно рассмотреть полипептидные токсины кобр в функциональном аспекте.

**Постсинаптические  $\alpha$ -нейротоксины.** Основным токсическим компонентом яда кобр являются  $\alpha$ -нейротоксины – высокоспецифичные блокаторы никотинового ацетилхолинового рецептора (nAChR) (Vasilyeva et al., 2017; Kini, Daley, 2010;

**Таблица 1.** Острая токсичность ( $DL_{50}$ ) яда кобр при внутривенном введении мышам (<https://snakedb.org/pages/ld50.php>)

**Table.1.**  $DL_{50}$  of cobra venom when administered intravenously to mice (<https://snakedb.org/pages/ld50.php>)

Подрод / Subgenera	Вид / Species	$DL_{50}$
<i>Naja</i>	<i>N. atra</i>	0.26
	<i>N. sumatrana</i>	0.40
	<i>N. oxiana</i>	0.27
<i>Uraeus</i>	<i>N. haje</i>	0.29
	<i>N. nivea</i>	0.37
	<i>N. annulifera</i>	1.98
<i>Boulengerina</i>	<i>N. melanoleuca</i>	0.09
	<i>N. annulata</i>	0.17
	<i>N. christyi</i>	0.12*
<i>Afronaja</i>	<i>N. nigricollis</i>	0.03
	<i>N. pallida</i>	0.49
	<i>N. mossambica</i>	1.16

Примечание. \* – внутрибрюшинное введение.

Note. \* – Intraperitoneal administration.

Osipov, Utkin, 2017). Эти токсины привлекают большое внимание, поскольку могут быть использованы как инструменты для изучения свойств нАХР и быть прообразами лекарственных препаратов, направленных на лечение ряда болезней нервной системы.  $\alpha$ -Нейротоксины принято делить на две группы – короткие и длинные. Короткие  $\alpha$ -нейротоксины содержат 60 – 62 аминокислотных остатков (а.о.) и 4 дисульфидные связи, Мг  $6 \div 7$  кДа, а длинные – 66–75 а.о. и 5 дисульфидных связей, Мг  $7 \div 9$  кДа. В качестве примера на рис. 2 приведены первичные структуры короткого и длинного нейротоксинов из яда среднеазиатской кобры *N. oxiana*.

Длинные и короткие  $\alpha$ -нейротоксины имеют ключевой остаток цистеина (Cys) в положении 3 (C3), необходимый для образования дисульфидной связи, поддерживающей третичную/четвертичную структуры этих нейротоксинов (см. рис. 2). Четыре из этих связей у длинных нейротоксинов находятся в тех же или аналогичных положениях, что и в короткоцепочечных нейротоксинах, а 5-я дисульфидная связь расположена в центральной петле (рис. 3).

Короткие  $\alpha$ -нейротоксины блокируют нАХР мышечного типа, тогда как длинные нейротоксины взаимодействуют с мышечными нАХР рецепторами и гомопентамерным  $\alpha 7$  подтипом нейрональных нАХР. Следует подчеркнуть, что  $\alpha$ -нейротоксины структурно относятся к семейству «трехпальцевых токсинов, three-finger toxins, TFxs», или «трехпетельных» за удивительное сходство пространственной структуры с тремя пальцами или петлями. Такая укладка (фолдинг) характерна для белков, выполняющих самые разнообразные функции.

Кроме того,  $\alpha$ -нейротоксины могут присутствовать в моно- и димерной форме. В настоящее время установлена первичная структура большого числа индивидуальных нейротоксинов змеиных ядов, аминокислотная последовательность которых показывает высокую степень гомологии. Их число постоянно увеличивается благодаря успехам геномики и транскриптомики. Несмотря на это, короткие и длинные нейротоксины различаются по антигенным свойствам (гомологичные ан-

#### Neurotoxin I

ITCYKTRPI TSETCAPGQN LCYKTKWCD A WCGSRGKVI E LGCAATCPTV ESYQDIKCCS  
TDDCNPRPKQ KRP

Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 3–22; 15–43; 28–32; 47–58; 59–64.

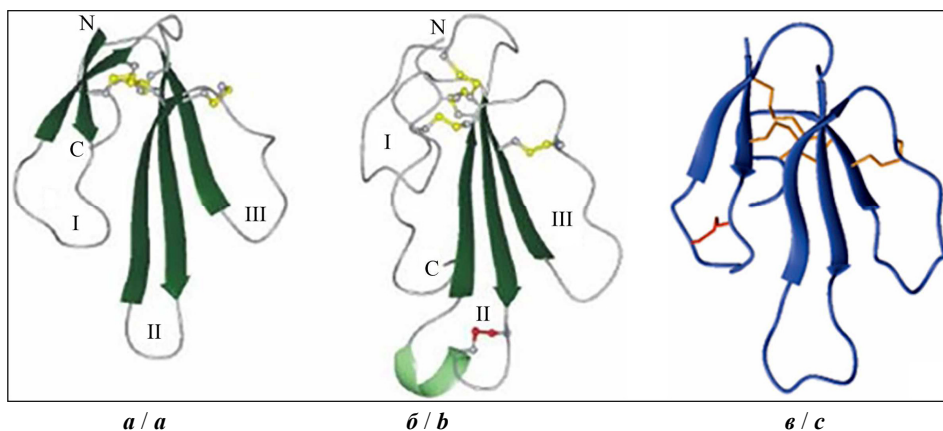
#### Neurotoxin II

LECHNQSSQ PPTTKTCSGE TNCYKKWWS D HRGTIERGC GCPKVKPGVN LNCRTDRCN N

Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 3–23; 17–40; 42–53; 54–59.

**Рис. 2.** Первичная структура нейротоксинов из яда среднеазиатской кобры *N. oxiana*: neurotoxin I (длинный нейротоксин, UniProt P01382; Grishin et al., 1974); neurotoxin II (короткий нейротоксин, UniProt P01427; Grishin et al., 1973). Жирным шрифтом с подчеркиванием выделен функционально важный остаток C3. UniProt (URL: <http://www.uniprot.org/UniProt>) – база данных аминокислотных последовательностей белков, охватывающая различные аспекты анализа белковых последовательностей

**Fig. 2.** Primary structure of the neurotoxins isolated from the *Naja oxiana* venom: Neurotoxin I (long neurotoxin, UniProt P01382; Grishin et al., 1974) and neurotoxin II (short neurotoxin, UniProt P01427; Grishin et al., 1973). The functionally important residue C3 is shown in bold with underlining. UniProt (URL: <http://www.uniprot.org/UniProt>) is the protein amino acid sequence database covering various aspects of protein sequence analysis



**Рис. 3.** Ленточное представление структуры коротких, длинных и «слабых»  $\alpha$ -нейротоксинов: *a* – короткий нейротоксин II из яда среднеазиатской кобры *N. oxiana*; *б* – длинный  $\alpha$ -кобротоксин из яда сямской кобры *N. siamensis* (римскими цифрами обозначены петли, образованные  $\beta$ -листами; желто-серыми линиями показаны консервативные дисульфидные связи; красно-серыми линиями – дополнительная дисульфидная связь длинных нейротоксинов (Shulepko, 2009)); *в* – ленточное представление структуры WTX из яда моноклевого кобры *N. kaouthia* (оранжевым цветом показаны консервативные дисульфидные связи, красным – дополнительная дисульфидная связь (Vasilyeva et al., 2017))

**Fig. 3.** Ribbon diagram of the structure of the short, long and “weak”  $\alpha$ -neurotoxins: *a* – short neurotoxin II from the venom of *N. oxiana*; *b* – long  $\alpha$ -cobratoxin from the venom of *N. siamensis* (roman numerals indicate loops formed by  $\beta$ -sheets; the yellow-grey lines show conservative disulfide bonds; the red-grey lines show an additional disulfide bond in the long neurotoxins (Shulepko, 2009)); *c* – ribbon diagram of the structure of WTX from the venom of *N. kaouthia* (conservative disulfide bonds are shown in orange, and additional disulfide bonds are shown in red (Vasilyeva et al., 2017))

тисыворотки не нейтрализуют нейротоксины другого типа), по ряду физико-химических характеристик, а также по количественным параметрам блокирования холинорецепторов.

**Слабые постсинаптические нейротоксины.** Другая группа трехпальцевых нейротоксинов известна как «слабые» (weak toxins, WTX), или «необычные» нейротоксины, состоящие из 62 – 68 а.о. и 5 дисульфидных мостиков (Nirthanan et al., 2003). Примеры первичной структуры «слабых» токсинов из ядов среднеазиатской кобры *N. oxiana* и моноклевого кобры *N. kaouthia* приведены на рис. 4.

Мишенями действия «слабых» токсинов с пятой дисульфидной связью, локализованной в N-концевой части петли I (см. рис. 3), выступают как мышечные нАХР, так и нейрональные нАХР, а также мускариновые ацетилхолиновые рецепторы (мАХР), относящиеся к семейству G-белок сопряженных рецепторов.

Свое название они получили из-за низкой токсичности:  $DL_{50}$  слабых токсинов варьирует от 5 до 82 мг/кг, тогда как для  $\alpha$ -нейротоксинов  $DL_{50}$  составляет около 0.1 мг/кг. «Слабый» токсин WTX из яда *N. kaouthia* (моноклевая кобра) ( $LD_{50} > 2$  мг/кг) совмещает свойства  $\alpha$ -нейротоксинов и мускариновых токсинов. Подобно  $\alpha$ -нейротоксинам действие WTX необратимо, хотя и с низкой аффинностью ( $IC_{50} \sim 10$  мкМ),



**Oxiana weak toxin**

LTCLICPEKY CNKVHTCRNG EKICFKKFDQ RLLGKRYIR GCAATCPEAK PREIVECCST DKCNH

Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 3–24; 6–11; 17–42; 46–57; 58–63.

**Weak toxin NWT**

LTCLICPEKY CNKVHTCLNG EKIYDQRKYI RGCADTCPVR KPREIVECCS TDK

Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 6–11; 17–33; 37–48.

**Рис. 4.** Первичная структура «oxiana weak toxin» («слабого токсина» UniProt P85520; Starkov et al., 2009) из яда среднеазиатской кобры *N. oxiana* и «weak toxin NWT» («слабого токсина NWT» UniProt P0DSM9) из яда моноклевого кобры *N. kaouthia*

**Fig. 4.** Primary structure of oxiana weak toxin (UniProt P85520; Starkov et al., 2009) from the venom of *N. oxiana* and weak toxin NWT (UniProt P0DSM9) from the venom of *N. kaouthia*

он блокирует НАХР мышечного и нейрональный  $\alpha 7$  типа, но может и аллостерически взаимодействовать с разными типами МАХР. Центральная петля WTX, обладающая высокой конформационной пластичностью, важна для взаимодействия как с НАХР, так и с МАХР. Отметим, что WTX также оказывает действие на сердечно-сосудистую систему. Исследование на крысах показало, что в интервале сублетальных доз 0.5 – 2 мг/кг внутривенное введение токсина приводит к дозозависимой гипотензии и тахикардии. Эти данные расширяют представления о фармакодинамических эффектах слабых нейротоксинов.

**Цитотоксины яда кобр.** Цитотоксины по химическому составу и структуре близки с «короткими» трехпальцевыми  $\alpha$ -нейротоксинами, но резко различаются фармакологическими свойствами (Chien et al., 1994). Цитотоксины обладают широким спектром фармакологической активности: гемолитической, кардиотоксической, цитотоксической, что нашло отражение в их названиях – гемолитические факторы, кардиотоксины, цитотоксины и др. В основе всех этих качеств цитотоксинов лежит их способность модифицировать поверхностные клеточные мембраны. Цитотоксины представляют собой  $\beta$ -структурные амфифильные одноцепочечные белки длиной 59 – 62 а.о. и Мг 6 – 7 кДа. Все известные цитотоксины имеют высокую степень гомологии по аминокислотной последовательности и пространственной структуре. Структура стабилизирована четырьмя консервативными дисульфидными связями. Структурно цитотоксины классифицируются на цитотоксины *P*-типа, у них остаток пролина находится в положении 30 (Pro-30), и на цитотоксины *S*-типа, поскольку в положении 28 или 30 стоит остаток серина (Ser-28, 30)<sup>6</sup>. Цитотоксины *S*-типа обычно обладают более высоким деполаризующим действием на мышечные клетки, чем цитотоксины *P*-типа (Chien et al., 1994). На рис. 5 в качестве примера приведены первичные структуры цитотоксинов 1 и 2 из яда мозамбикской плюющей кобры *N. mossambica* (Louw, 1974).

Характерным эффектом цитотоксинов является деполаризация возбудимых нервных и мышечных мембран (гладкой, поперечнополосатой и сердечной мускулатуры). Различные представители семейства цитотоксинов способны усиливать сердцебиение при низких концентрациях и вызывать остановку сердца при высоких концентрациях. Известно, что фосфолипаза А<sub>2</sub>, обычно присутствующая в яде кобр в сравнительно высоких концентрациях, также способна деполаризовать нерв-

<sup>6</sup> Номера позиций указаны для выравненных последовательностей.

**Cytotoxin 1**

LKCNQLIPPF WKTCPKGKNL CYKMTMRAAP MVPVKRGCID VCPKSSLLIK YMCCNTNKC

Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 3–21; 14–38; 42–53; 54–59.

**Cytotoxin 2**

LKCNQLIPPF WKTCPKGKNL CYKMTMRGAS KVPVKRGCID VCPKSSLLIK YMCCNTDKCN

Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 3–21; 14–38; 42–53; 54–59.

**Рис. 5.** Первичная структура «cytotoxin 1» (UniProt P01467) и «cytotoxin 2» (UniProt P01469) из яда мозамбикской плюющейся кобры *N. mossambica*. Жирным шрифтом с подчеркиванием выделены функционально важные а.о.

**Fig. 5.** Primary structure of cytotoxin 1 (UniProt P01467) and cytotoxin 2 (UniProt P01469) from the venom of *N. mossambica*. Functionally important amino acids are highlighted in bold with underlining

ные и мышечные мембраны и блокировать нервную проводимость. Существует синергизм в действии фосфолипазы  $A_2$  и цитотоксинов. Механизм деполяризующего действия цитотоксинов на клеточные мембраны связывают с увеличением тока входящего  $Ca^{2+}$ , возможно, через поры (каналы), которые токсин формирует в мембране; кроме того, определенную роль может играть кальций, высвобождающийся во время деполяризации из саркоплазматического ретикулума. Цитотоксины обладают повышенной токсичностью по отношению к раковым клеткам. Характерная особенность цитотоксинов – это их способность вызывать прямой гемолиз эритроцитов, что послужило основанием для термина «прямой литический фактор» (ПЛФ).

Таким образом, цитотоксины обладают способностью «вскрывать» поверхностные структуры мембран, обнажая фосфолипидный субстрат для атаки фосфолипазой  $A_2$ . Синергизм в действии цитотоксинов и фосфолипазы  $A_2$ , всегда присутствующей в цельном яде, объясняет деполяризующее действие яда кобры на клеточные мембраны.

**Другие биологически активные вещества яда кобр.** Кроме рассмотренных токсинов и ферментов, в яде аспидов присутствуют и другие белковые компоненты, обладающие выраженной биологической активностью.

**Ваприны** – групповое название неферментативных белков, имеющих структурное сходство с кислым сывороточным белком (whey acidic protein, WAP), широко распространенные в природе. Они встречаются не только у млекопитающих (в том числе сумчатых и однопроходных), но и у птиц, рептилий, земноводных и рыб. Кроме того, они присутствуют у многих беспозвоночных – от кишечнополостных до оболочников. Ваприны обнаружены в ядах змей, амфибий, перепончатокрылых (муравьев, ос, пчел). Первым выделенным и охарактеризованным ваприном является наваприн (nawaprin, *Naja warpin*) из яда черношейной плюющейся кобры *N. nigricollis*. Наваприн состоит из 51 а.о. с  $M_r \sim 5.3$  кДа, стабилизирован 4 дисульфидными связями (рис. 6).

NEKSGSCPDM SMPIPPLGIC KTLCSNDSGC PNVQCKCKNG CGFMTCTTPV P

Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 7–37; 20–41; 24–36; 30–46.

**Рис. 6.** Первичная структура наваприна из яда *N. nigricollis* (UniProt P60589) (Torres et al., 2003)

**Fig. 6.** Primary structure of nawaprine from the venom of *N. nigricollis* (UniProt P60589) (Torres et al., 2003)

Наваприн структурно аналогичен ингибитору секреторной лейкоцитарной пептидазы человека (secretory leukocyte peptidase inhibitor, SLPI) и элафину – специфическому эпителиальному ингибитору эластазы<sup>7</sup> лейкоцитов человека и эластазы поджелудочной железы свиньи, который участвует в регуляции воспаления и защите от повреждения эпителия. Недавно показано, что элафин также обладает антимикробной (против грамположительных и грамотрицательных бактерий) и противогрибковой активностью. И наваприн, и элафин содержат четыре дисульфидные связи и несколько остатков пролина. Ваприны обладают антибактериальной активностью, но не вызывают гемолиза эритроцитов человека и не токсичны для мышей.

*Белки семейства CRISP.* Секреторные белки, богатые цистеином (cysteine rich secretory proteins, CRISP), участвуют в работе иммунной системы и в процессах созревания гамет и оплодотворения, хотя их функция до конца не выяснена. Встречаются они и в растениях, и в животных ядах (змеиных – CRISP Vs). Их аминокислотная последовательность содержит 16 высококонсервативных остатков цистеина, 10 из которых расположены в С-концевой трети молекулы, Mr 23 – 26 кДа. Полная аминокислотная последовательность известна для более чем 30 CRISP-Vs, однако биологическая активность изучена не у всех. Натрин из яда китайской кобры *N. atra* взаимодействует как с кальций-активируемыми высокопроводящими калиевыми каналами, так и с потенциал-управляемыми калиевыми каналами Kv1.3. Взаимодействие с различными типами ионных каналов указывает на возможность нейротоксического действия CRISP-Vs.

### Экологические группы: «плюющиеся» и «не плюющиеся» кобры

«Плюющиеся» кобры «spitting cobras» – устойчивое словосочетание, обозначающее виды кобр, способных выбрасывать («выплевывать»<sup>8</sup>) струю яда из отверстия ядовитого клыка (зуба). К «плюющимся» кобрам относят виды, входящие в подроды *Naja* и *Afronaja* (табл. 2).

Совокупность результатов макро- и микроскопической морфологии, высокоскоростной цифровой видеосъемки, экспериментальных манипуляций с анестезированными кобрами и электромиографии выявили двухкомпонентный механизм выбрасывания яда, обобщенный в модели «давление-баланс» (Young et al., 2002, 2004).

---

<sup>7</sup> Эластазы – группа ферментов, обладающих протеолитической активностью. Эластаза гидролизует эластин – фибриллярный белок соединительной ткани, формирующий эластичные волокна в легких, коже и других тканях.

<sup>8</sup> Применение слов «плюющиеся», «выплевывание» по отношению к кобрам нельзя признать удачным, по крайней мере, по механизму они не имеют никакого отношения к «плюванию» в быденном понимании у человека (резкое опорожнение ротовой полости от слюны, например, для удаления веществ, вызывающих дискомфорт), или верблюда (плювок является проявлением защитного инстинкта, который порой помогает ему защититься и от нападающих хищников).

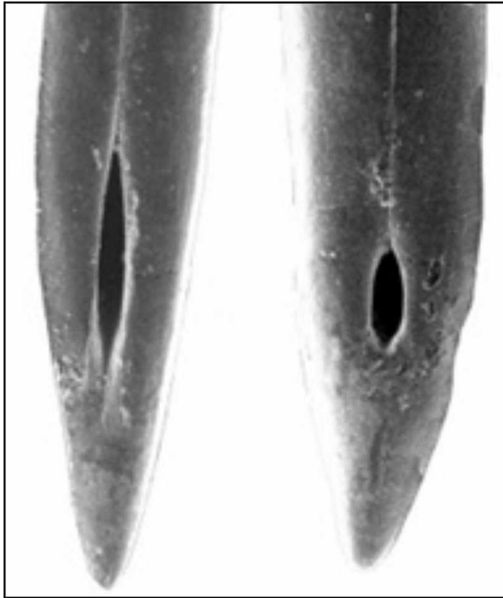
**Таблица 2.** Видовой состав «плюющихся кобр»  
**Table. 2.** Species composition of “spitting cobras”

Подрод / Subgenera	
<i>Naja</i> Laurenti, 1768	<i>Afronaja</i> subgen. nov.
Распространение: южная и юго-восточная Азия и Ост-Индия, от Транскаспия до Филиппин и Малых Зондских островов / Distribution: Southern and Southeast Asia and Eastern India, from the Transcaspiya to the Philippines and the Lesser Sunda Islands	Распространение: открытые формации и опушки лесов по всей Африке к югу от Сахары и долине Нила к северу до центрального Египта / Distribution: Open formations and forest edges throughout Africa south of the Sahara and the Nile Valley north to central Egypt
<i>Naja samarensis</i> Peters, 1861 <i>Naja siamensis</i> Laurenti, 1768 <i>Naja sputatrix</i> Boie, 1827 <i>Naja sumatrana</i> Müller, 1890 <i>Naja mandalayensis</i> Slowinski & Wüster, 2000 <i>Naja philippinensis</i> Taylor, 1922	<i>Naja ashei</i> Wüster & Broadley, 2007 <i>Naja katiensis</i> (Angel, 1922) <i>Naja mossambica</i> Peters, 1854 <i>Naja nigricincta</i> Bogert, 1940 <i>Naja nigricollis</i> Reinhardt, 1843 <i>Naja nubiae</i> Wüster & Broadley, 2003 <i>Naja pallida</i> Boulenger, 1896

Вначале сокращение *musculus protractor pterygoideus* (mpp) вызывает смещение и деформацию нёбно-челюстной дуги и соединительнотканной оболочки (или «ножен») клыка; в итоге это смещение устраняет мягкотканые барьеры на пути яда, которые в покое окутывают клык и закрывают выпускное отверстие. Затем *musculus adductor mandibulae externus superficialis* (mames), которая активируется одновременно с mpp, создает избыточное давление в ядовитой железе, проталкивая струю яда через ядовитый проток и наружу клыка, отверстие которого обнажается в нужный момент. Следует отметить, что смещения нёбно-челюстной дуги, которые составляют первую часть механизма выбрасывания яда, очень похожи на движения этих костей во время проглатывания добычи. Это позволяет предположить, что выбрасывание яда могло развиваться в результате не захвата, а специализации проглатывания добычи, что является характерным для змей. У большинства ядовитых змей физическое смещение соединительнотканной оболочки клыка происходит в результате либо воздействия контейнером во время «доения» (т.е. получения яда), либо тканями добычи во время проникновения клыка при физическом контакте с ней змеи, и является необходимым условием для высвобождения яда. Плюющие кобры, по-видимому, уникальны среди ядовитых змей благодаря своей способности высвобождать яд без прямого физического контакта с организмом жертвы.

У «плюющихся» кобр каналцы в ядовитых клыках изгибаются под прямым углом и открываются наружу на передней поверхности зуба, а выводящие отверстия более округлые, чем у не плюющихся, и смещены ближе к основанию зуба, так что яд, пройдя через них, «выбрасывается» вперёд (рис. 7).

Распространено мнение, что «плюющиеся» кобры, способные в случае опасности «выплёвывать» яд на расстояние до 2.5 м, при этом целятся в глаза агрессора, как наиболее яркие маркеры на его голове (лице). Эксперименты с красной плюющей коброй *N. pallida* и черношейной плюющей коброй *N. nigricollis* показывают (Berthe et al., 2009), что кобры, если и целятся в глаза, то для оптимизации своего «плевок» они ориентируются на размеры лица, для того чтобы паттерн «плевок» более или менее равномерно покрывал лицо антагониста, но не пре-



*a / a*

*б / б*

**Рис. 7.** Микрофотографии выходного отверстия ядовитого клыка не плюющей кобры *N. kaouthia* (а) и красной плюющей кобры *N. pallida* (б), полученные с помощью сканирующего электронного микроскопа (Young et al., 2004)

**Fig. 7.** Scanning electron micrographs of the exit wound of the venom fang of the non-spitting cobra *N. kaouthia* (a) and the red spitting cobra *N. pallida* (b) (Young et al., 2004)

плювание» яда имеет оборонительный характер. Эффективность яда «плюющих кобр» связана с высоким содержанием фосфолипазы  $A_2$  и цитотоксинов (кардиотоксинов), действующих синергично (Tan et al., 2019; Kazandjian et al., 2021).

Полагают (Kazandjian et al., 2021), что способность к «выплюыванию» яда возникла у африканских «плюющих» кобр, примерно 6.7 – 10.7 млн лет назад, тогда как у азиатских плюющих кобр на ~4 млн лет позже у (2.5 – 4.2 млн лет назад). Происхождение африканских «плюющих» кобр монотипического рода *Hemachatus*, содержащего только один вид *Hemachatus haemachatus* Bonnaterre, 1790 (плюющаяся ошейниковая кобра), датируется еще раньше, не иначе, как произошедшее <17 млн лет назад, после дивергенции от настоящих кобр (*Naja*).

вышал его ширину и высоту, что повышает вероятность попадания хотя бы в один глаз. Действительно, в экспериментах, в которых роль антагониста исполняли сами экспериментаторы, было установлено, что кобры подстраивали свои углы «плювка» под лицо высотой 24 см в высоту и 16 см в ширину. Эти значения хорошо соотносятся с высотой (21.5 см) и шириной (13.5 см) лица экспериментатора. При этом круговые движения головой кобры обеспечивают распределение яда по площади мишени (лица). Таким образом, паттерн разбрызгивания «плювков» кобры зависит не от расстояния, а от размера цели.

Так, черношейная плюющаяся кобра *N. nigricollis* может «выплюывать» яд, делая до 28 «плювков» подряд, каждый раз выпуская около 3.7 мг яда. Попадание яда в глаз приводит к офтальмии<sup>9</sup>, возникают покраснение, резкая боль, временная или даже постоянная слепота вследствие помутнения роговицы. Однако во время охоты эти кобры убивают жертву укусом, как и другие ядовитые змеи. Поэтому «вы-

<sup>9</sup> Офтальмия (от др.-греч. ὀφθαλμία – «воспаление глаз») – общее название некоторых воспалительных поражений глаза, например вследствие заболевания или повреждения глаза.

Следует отметить, что кобры не одиноки среди вооруженных активно-ядовитых животных в способности выбрасывать струю яда. Этой способностью обладают также скорпионы и пауки. Так, африканский толстохвостый скорпион *Parabuthus transvaalicus* Purcell, 1899 в случае опасности (при механическом контакте с метасомой (хвостом), например, при захвате щипцами во время «доения» яда, или воздушных стимулах) распыляет свой яд в виде тонкой струи, которая не направлена на источник стимула (Nisani, Hayes, 2015). Однако быстрые (хаотические) движения метасомы и/или тельсона (жала) создают рассеянный поток, увеличивая вероятность контакта яда с мишенью, например, чувствительными глазами потенциальных хищников. Эффект распыления яда скорпионами описан также для некоторых видов *Hadrurus* (сем. Hadruridae) (Stockmann, Ythier, 2010) и южноамериканского скорпиона *Tityus achilles* Laborieux, 2024 в Колумбии (Laborieux, 2024). Другой пример, паук *Scytodes thoracica* (Latreille, 1802) – прекрасный охотник с оригинальным способом охоты, позволяющим отнести его к «плюющим» паукам (Suter, Stratton, 2009). Паук ночью очень осторожно подкрадывается к своей добыче на расстояние примерно 10 мм (0.39 дюйма), затем он сжимает заднюю часть своего тела и за 30 мс зигзагообразно «выплевывает» на жертву смесь паутинного шелка, клейкого вещества и, по некоторым данным, яда из отверстия хелицеры, что приводит к немедленному обездвиживанию добычи. При необходимости паук впрыскивает в жертву свой яд традиционным способом. До недавнего времени считалось, что «слюна плевка», по крайней мере, у некоторых видов, содержит яд, что и вызывает токсический эффект. Это утверждение опровергается работой Clements, Li (2005), в которой было обнаружено, что «слюна плевка» не оказывает токсического воздействия на добычу при наружном применении.

Эти и другие примеры позволили D. R. Nelsen с соавторами (Nelsen et al., 2014) сформулировать концепцию «toxungen». Термин образован путем объединения двух латинских существительных: «toxicum», означающего токсичность, и «unguentum», означающего бальзам или мазь – т.е. токсичной мази или токсина, который наносится на внешние части тела жертвы. Концепция позволяет, по мнению авторов, дифференцировать токсичные биологические выделения на три категории. **Poison** – токсическое вещество (состоящее из одного или нескольких токсинов), вызывающее дозозависимое физиологическое повреждение, которое приводит к самопроизвольной токсичности (например, бактериальные эндотоксины) или пассивно переносится *без механизма доставки* из одного организма во внутреннюю среду другого организма *без механической травмы*, обычно при проглатывании, вдыхании или абсорбции через поверхность тела. **Toxungen** – токсическое вещество (состоящее из одного или нескольких токсинов), вызывающее дозозависимое физиологическое повреждение, которое активно переносится *с помощью механизма доставки* от одного организма на внешнюю поверхность другого организма *без механического повреждения*. **Venom** – токсическое вещество (состоящее из одного или нескольких токсинов), вызывающее дозозависимое физиологическое повреждение, которое пассивно или активно переносится из одного организма во внутреннюю среду другого организма *через механизм доставки и механическую травму*.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Кобры относятся к первично-ядовитым вооруженным активно-ядовитым животным, что обеспечивает пластичное приспособление организма к среде. Подобные примеры можно найти среди животных многих систематических групп, но у кобр удивительным образом сбалансированы различные способы охоты и защиты с помощью ядовитого аппарата – парентеральное введение яда при укусе и выбрасывание («выплёвывание») при дистанционном контакте. Аллелохимические связи в природе сбалансированы оптимальным образом, и кажущиеся отклонения от естественной гармонии являются, скорее всего, результатом нашего незнания конкретных механизмов химических взаимодействий у разных видов. Чем больше мы узнаем о химических веществах, с помощью которых животные общаются друг с другом (феромонах, репеллентах, аттрактантах, ядах и др.), тем шире возможности нашего активного вмешательства в эти взаимосвязи и тем большая ответственность ложится на нас за его результаты. Яды как химические факторы межвидовых взаимодействий занимают особое место среди других алломонов, поскольку в конечном счете служат для убийства хищника или жертвы. Различия заключаются только в характере использования яда – орудия защиты или нападения. Но даже в случае агрессии яды применяются только для добычи пищи, бесцельное убийство несвойственно животным. Многие ядовитые животные, несомненно, являются источником повышенной опасности для человека, в то же время целый ряд из них обладает ядами с удивительными свойствами, применение которых в научных лабораториях и клиниках уже принесло ощутимые результаты. Дилемма: ядовитые животные – зло или добро? – уже решена в пользу последнего, и наша задача – сберечь живущие на Земле виды ядовитых животных с целью их использования на благо человека.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Adamude F. A., Dingwoke E. J., Abubakar M. S., Ibrahim S., Mohamed G., Klein A., Sal-lau A. B. Proteomic analysis of three medically important Nigerian *Naja* (*Naja haje*, *Naja katiensis* and *Naja nigricollis*) snake venoms. *Toxicon*, 2021, vol. 197, pp. 24–32. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2021.03.014>

Berthe R. A., de Pury S., Bleckmann H., Westhoff G. Spitting cobras adjust their venom distribution to target distance. *Journal of Comparative Physiology A*, 2009, vol. 195, pp. 753–757. <https://doi.org/10.1007/s00359-009-0451-6>

Broadley D. G. The snouted cobra, *Naja annulifera*, a valid species in southern Africa. *Journal of the Herpetological Association of Africa*, 1995, vol. 44, no. 2, pp. 26–32.

Ceriacio L. M. P., de Sá S. A. C., Banderira S., Valério H., Stanley E. L., Kuhn A. L., Marques M. P., Vindum J. V., Blackburn D. C., Bauer A. M. Herpetological survey of Iona National Park and Namibe Regional Natural Park, with a synoptic list of the amphibians and reptiles of Namibe Province, southwestern Angola. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 2016, vol. 63, iss. 4, pp. 15–61.

Chien K.-Y., Chiang C.-M., Hseu Y.-C., Vyas A. A., Rule G. S., Wu W. Two distinct types of cardiotoxin as revealed by the structure and activity relationship of their interaction with zwitterionic phospholipid dispersion. *Journal of Biological Chemistry*, 1994, vol. 269, iss. 20, pp. 14473–14483. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(17\)36647-4](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(17)36647-4)

Clements R., Li D. Regulation and non-toxicity of the spit from the pale spitting spider *Scytodes pallida* (Araneae: Scytodidae). *Ethology*, 2005, vol. 111, iss. 3, pp. 311–321. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2004.01064.x>

Fry B. G., Wuster W., Kini R. M., Brusic V., Khan A., Venkataraman D., Rooney A. P. Molecular evolution and phylogeny of elapid snake venom three-finger toxins. *Journal of Molecular Evolution*, 2003, vol. 57, iss. 1, pp. 110–129. <https://doi.org/10.1007/s00239-003-2461-2>

Gelashvili D. B., Krylov V. N., Romanova E. B. *Zootoxinology: Bioecological and Biomedical Aspects*. Nizhniy Novgorod, Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod Publ., 2015. 770 p. (in Russian).

Grishin E. V., Sukhikh A. P., Lukyanchuk N. N., Slobodyan L. N., Lipkin V. M., Ovchinnikov Yu. A. Amino acid sequence of neurotoxin II from *Naja naja oxiana* venom. *FEBS Letters*, 1973, vol. 36, iss. 1, pp. 77–78. [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(73\)80340-0](https://doi.org/10.1016/0014-5793(73)80340-0)

Grishin E. V., Sukhikh A. P., Slobodyan L. N., Ovchinnikov Yu. A., Sorokin V. M. Amino acid sequence of neurotoxin I from *Naja oxiana* venom. *FEBS Letters*, 1974, vol. 45, iss. 1–2, pp. 118–121. [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(74\)80825-2](https://doi.org/10.1016/0014-5793(74)80825-2)

Kazandjian T. D., Petras D., Robinson S. D., Thiel van J., Greene H. W., Arbuckle K., Barlow A., Carter D. A., Wouters R. M., Whiteley G., Wagstaff S. C., Arias A. S., Albulescu L.-O., Plettenberg Laing A., Hall C., Heap A., Penrhyn-Lowe S., McCabe C. V., Ainsworth S., Silva da R. R., Dorrestein P. C., Richardson M. K., Gutiérrez J. M., Calvete J. J., Harrison R. A., Vetter I., Undheim E. A. B., Wüster W., Casewell N. R. Convergent evolution of pain-inducing defensive venom components in spitting cobras. *Science*, 2021, vol. 371, no. 6527, pp. 386–390. <https://doi.org/10.1126/science.abb9303>

Kini R. M., Daley R. Structure, function and evolution of three-finger toxins: Mini proteins with multiple targets. *Toxicon*, 2010, vol. 56, iss. 6, pp. 855–867. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2010.07.010>

Laborieux L. Biomechanics of venom delivery in South America's first spitting scorpion. *bioRxiv – the preprint server for Biology*, 2024, article no. 605134. <https://doi.org/10.1101/2024.07.25.605134>

Liu C.-C., You C.-H., Wang P.-J., Yu J.-S., Huang G.-J., Liu C.-H., Hsieh W.-C. Analysis of the efficacy of Taiwanese freeze-dried neurotoxic antivenom against *Naja kaouthia*, *Naja siamensis* and *Ophiophagus hannah* through proteomics and animal model approaches. *PLOS Neglected Tropical Diseases*, 2017, vol. 11, iss. 12, article no. e0006138. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0006138>

Louw A. I. Snake venom toxins. The amino acid sequences of three cytotoxin homologues from *Naja mossambica mossambica* venom. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Protein Structure*, 1974, vol. 336, iss. 2, pp. 481–495. [https://doi.org/10.1016/0005-2795\(74\)90429-2](https://doi.org/10.1016/0005-2795(74)90429-2)

Nelsen D. R., Nisani Z., Cooper A. M., Fox G. A., Gren E. C. K., Corbit A. G. Poisons, toxungens, and venoms: Redefining and classifying toxic biological secretions and the organisms that employ them. *Biological Reviews*, 2014, vol. 89, iss. 2, pp. 450–465. <https://doi.org/10.1111/brv.12062>

Nisani Z., Hayes W. K. Venom-spraying behavior of the scorpion *Parabuthus transvaalicus* (Arachnida: Buthidae). *Behavioural Processes*, 2015, vol. 115, pp. 46–52. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.03.002>

Nirthanan S., Gopalakrishnakone P., Gwee M. C. E., Khoo H. E., Kini R. M. Non-conventional toxins from Elapid venoms. *Toxicon*, 2003, vol. 41, iss. 4, pp. 397–407. [https://doi.org/10.1016/S0041-0101\(02\)00388-4](https://doi.org/10.1016/S0041-0101(02)00388-4)

Osipov A. V., Utkin Y. N. Snake venom toxins targeted at the nervous system. In: Gopalakrishnakone P., Inagaki H., Vogel C.-W., Mukherjee A. K., Rahmy T. R., eds. *Snake Venoms (Toxinology)*. Dordrecht, Springer, 2017, pp. 189–214. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-6410-123>



Shulepko M. A. *Investigation of Ligand-receptor Interactions Using the Nicotinic Acetylcholine Receptor and Toxins from Snake Venom as Examples*: Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Moscow, 2009. 24 p. (in Russian).

Slowinski J. B., Wüster W. A. New cobra (Elapidae: *Naja*) from Myanmar (Burma). *Herpetologica*, 2000, vol. 56, no. 2, pp. 257–270.

Spawls S., Branch W. R. *The Dangerous Snakes of Africa: Natural History, Species Directory, Venoms and Snakebite*. Sanibel Island, Ralph Curtis Books, 1995. 192 p.

Starkov V. G., Polyak Ya. L., Vulfius E. A., Kryukova E. V., Tsetlin V. I., Utkin Yu. N. New weak toxins from the cobra venom. *Russian Journal of Bioorganic Chemistry*, 2009, vol. 35, iss. 1, pp. 10–18. <https://doi.org/10.1134/S1068162009010026>

Stockmann R., Ythier E. *Scorpions of the World*. Verrières-le-Buisson, N.A.P., 2010. 565 p.

Suter R. B., Stratton G. E. Spitting performance parameters and their biomechanical implications in the spitting spider, *Scytodes thoracica*. *Journal of Insect Science*, 2009, vol. 9, iss. 1, pp. 62–77. <https://doi.org/10.1673/031.009.6201>

Tan C. H., Wong K. Y., Huang L.-K., Tan K. Y., Tan N. H., Wu W.-G. Snake venomomics and antivenomics of Cape cobra (*Naja nivea*) from South Africa: Insights into venom toxicity and cross-neutralization activity. *Toxins*, 2022, vol. 14, iss. 12, article no. 860. <https://doi.org/10.3390/toxins14120860>

Tan C. H., Wong K. Y., Tan N. H., Hg T. S., Tan K. Y. Distinctive distribution of secretory phospholipases A<sub>2</sub> in the venoms of Afro-Asian cobras (Subgenus: *Naja*, *Afronaja*, *Boulengerina* and *Uraeus*). *Toxins*, 2019, vol. 11, iss. 2, article no. 116. <https://doi.org/10.3390/toxins11020116>

Torres A. M., Wong H. Y., Desai M., Moochhala S., Kuchel P. W., Kini R. M. Identification of a novel family of proteins in snake venoms. Purification and structural characterization of n-waprin from *Naja nigricollis* snake venom. *Journal of Biological Chemistry*, 2003, vol. 278, iss. 41, pp. 40097–40104. <https://doi.org/10.1074/jbc.M305322200>

Vasilyeva N. A., Loktyushov E. V., Bychkov M. L., Shenkarev Z. O., Lyukmanova E. N. Three-finger proteins from the Ly6/uPAR Family: Functional diversity within one structural motif. *Biochemistry*, 2017, vol. 82, iss. 13, pp. 1702–1715. <https://doi.org/10.1134/S0006297917130090>

Wallach V., Wüster W., Broadley D. G. In praise of subgenera: Taxonomic status of cobras of the genus *Naja laurenti* (Serpentes: Elapidae). *Zootaxa*, 2009, vol. 2236, pp. 26–36.

Wallach V., Williams K. L., Boundy J. *Snakes of the World. A Catalogue of Living and Extinct Species*. Boca Raton, CRC Press, 2014. 1227 p.

Wüster W., Chirio L., Trape J.-F., Ineich I., Jackson K., Greenbaum E., Barron C., Kusamba C., Nagy Z. T., Storey R., Hall C., Wüster C. E., Barlow A., Broadley D. G. Integration of nuclear and mitochondrial gene sequences and morphology reveals unexpected diversity in the forest cobra (*Naja melanoleuca*) species complex in Central and West Africa (Serpentes: Elapidae). *Zootaxa*, 2018, vol. 4455, pp. 68–98. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4455.1.3>

Wüster W., Crookes S., Ineich I., Mané Y., Pook C. E., Trape J.-F., Broadley D. G. The phylogeny of cobras inferred from mitochondrial DNA sequences: Evolution of venom spitting and the phylogeography of the African spitting cobras (Serpentes: Elapidae: *Naja nigricollis* complex). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2007, vol. 45, iss. 2, pp. 437–453. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.07.021>

Wüster W. Taxonomic changes and toxinology: Systematic revisions of the Asiatic cobras (*Naja naja* species complex). *Toxicon*, 1996, vol. 34, iss. 4, pp. 399–406. [https://doi.org/10.1016/0041-0101\(95\)00139-5](https://doi.org/10.1016/0041-0101(95)00139-5)

Young B. A., Dunlap K., Koenig K., Singer M. The buccal buckle: The functional morphology of venom spitting in cobras. *Journal of Experimental Biology*, 2004, vol. 207, no. 20, pp. 3483–3494. <https://doi.org/10.1242/jeb.01170>

Young B. A., Lee C. E., Daley K. M. Do snakes meter venom? *BioScience*, 2002, vol. 52, iss. 12, pp. 1121–1126. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[1121:DSMV\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[1121:DSMV]2.0.CO;2)

**Genus *Naja* (Elapidae, Serpentes) (True cobras):  
Current systematics, toxinological characteristics, and ecological groups**

**D. B. Gelashvili , E. B. Romanova**

*Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod  
23 Gagarin Avenue, Nizhni Novgorod 603950, Russia*

Received: December 27, 2024 / revised: January 24, 2025 / accepted: January 28, 2025 / published: October 15, 2025

**Abstract.** This review of world literature presents the topical taxonomy, zoogeography and toxicology of the most dangerous and poisonous snakes of the genus *Naja* (True cobras), including questions of origin, distribution and mechanism of toxic effect in the ecological group of “spitting cobras”. Cobras are among the most famous snakes in the world, but cobra taxonomy remained surprisingly poorly understood until the late 20th century. The application of molecular-phylogenetic re-search methods has led to the “Afro–Asian race for diversity”, i.e. an increase in the number of recognized African and Asian cobra species, which required the truly “revolutionary” introduction of the subgenera rank for herpetology, while maintaining the nomenclatural stability of the group of iconic species. The cobra taxonomy issues have not only an important theoretical aspect, but also purely applied (medical and zootoxinological) ones. Incomplete (or questionable) understanding of the taxonomic position of some species may lead to dramatic errors in the treatment of snakebite poisonings, and most often – to the incorrect use of monovalent anti-snake serums, since often closely and similar snake species may have poisons differing in composition, and therefore in the mechanism of action. Cobras belong to the group of primarily poisonous armed actively poisonous animals, with plastic adaptation to the environment. The current state of re-search of the unique set of polypeptide toxins in cobra venom, which serve as chemical factors (allomones) of interspecies (allelochemical) interactions, is of great theoretical and practical significance. Similar examples could be found among animals of many systematic groups, but cobras have a surprisingly balanced variety of hunting and defense methods using their poisonous apparatus – parental poison administration during a bite and “spitting” during remote contact.


**Keywords:** *Naja* (True cobras), “spitting” cobras, allomones, polypeptide toxins

*Ethics approval and consent to participate:* This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

*Competing interests:* The authors have declared that no competing interests exist.

**For citation:** Gelashvili D. B., Romanova E. B. Genus *Naja* (Elapidae, Serpentes) (True cobras): Current systematics, toxinological characteristics, and ecological groups. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 3, pp. 268–285 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-268-285>

---

 *Corresponding author:* Department of Ecology of Institute of Biology and Biomedicine, Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod, Russia.

*ORCID and e-mail addresses:* David B. Gelashvili: <https://orcid.org/0009-0008-3664-8112>, [gelashvili.david@gmail.com](mailto:gelashvili.david@gmail.com); Elena B. Romanova: <https://orcid.org/0000-0002-1925-7864>, [romanova@ibbm.unn.ru](mailto:romanova@ibbm.unn.ru).