



СОВРЕМЕННАЯ ГЕРПЕТОЛОГИЯ



Научный журнал • Основан в 1999 году • Выходит 4 раза в год • Саратов 2009 Том 9 Выпуск 1/2

СОДЕРЖАНИЕ

Быкова Е.В., Сорочинский В.Г., Сорочинский Г.Я., Сорочинская И.Н., Перегонцев Е.А. Некоторые аспекты успешного размножения среднеазиатской черепахи – <i>Agrionemys (Testudo) horsfieldii</i> (Gray, 1844)	3
Завьялов Е.В., Ефимов Р.В., Табачишин В.Г., Помазенко О.А. Генетическая характеристика популяций степной гадюки – <i>Vipera renardi</i> (Reptilia: Viperidae) Нижнего Поволжья и сопредельных территорий по результатам секвенирования митохондриальных генов цитохрома <i>b</i> и <i>c</i> , НАДН-дегидрогеназы и 12S рибосомной РНК	12
Кукушкин О.В. <i>Vipera renardi puzanovi</i> ssp. nov. (Reptilia, Serpentes, Viperidae) – новый подвид степной гадюки из Горного Крыма	18
Пестов М.В., Маландзия В.И., Мильто К.Д., Дбар Р.С., Пестов Г.М. Средиземноморская черепаха Никольского (<i>Testudo graeca nikolskii</i>) в Абхазии	41
Туниев С.Б., Туниев Б.С. Новые данные о морфологической изменчивости у малоазиатского тритона [<i>Ommatotriton ophryticus</i> (Berthold, 1870)] на северо-западе ареала	52

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Барабанов А.В. <i>Aspidorhinus</i> Eichwald, 1841 – валидное подродовое название для видовой группы <i>Eremias velox</i> (Sauria, Lacertidae)	59
Лада Г.А. О паразите амфибий <i>Lucilia bufonivora</i> (Insecta, Diptera, Calliphoridae) в Тамбовской области	62
Ручин А.Б., Алексеев С.К. Материалы по изучению изменчивости спектров питания травяной лягушки (<i>Rana temporaria</i>) в зависимости от размеров тела	65
Фоминых А.С. О северо-восточной границе ареала озерной лягушки (<i>Rana ridibunda</i> Pallas, 1771) на Среднем Урале	70

ХРОНИКА

Доронин И.В. К истории изучения амфибий и рептилий Северного Кавказа: Анатолий Георгиевич Высотин (1959 – 1998)	75
Содержание журнала за 2008 г.	80
Авторский указатель за 2008 г.	82
Правила для авторов	84



CURRENT STUDIES IN HERPETOLOGY



2009 Volume 9 Issue 1/2 Journal • Founded in 1999 • 4 issues per year • Saratov (Russia)

CONTENTS

- Bykova E.V., Sorochinsky V.G., Sorochinsky G.Ya., Sorochinskaya I.N., and Peregontsev E.A.** Some aspects of successful reproduction of tortoise *Agrionemys (Testudo) horsfieldii* (Gray, 1844) 3
- Zavialov E.V., Yefimov R.V., Tabachishin V.G., and Pomazenko O.A.** Genetic characteristics of *Vipera renardi* (Reptilia: Viperidae) populations in the Lower-Volga region and adjacent territories from sequencing of mitochondrial genes of cytochrome *b* and *c*, NADN-dehydrogenase and 12S ribosomal RNA 12
- Kukushkin O.V.** *Vipera renardi puzanovi* ssp. nov. (Reptilia: Serpentes: Viperidae) as a new subspecies of steppe viper from Mountain Crimea 18
- Pestov M.V., Malandzia V.I., Mil'to K.D., Dbar R.S., and Pestov G.M.** Mediterranean tortoise (*Testudo graeca nikolskii*) in Abkhazia 41
- Tuniyev S.B. and Tuniyev B.S.** New data on morphological variability of banded newt [*Ommatotriton ophryticus* (Berthold, 1870)] on the north-west of its distributional area 52

SHORT COMMUNICATIONS

- Barabanov A.V.** *Aspidorhinus* Eichwald, 1841 as a valid subgeneric name for *Eremias velox* species group (Sauria, Lacertidae) 59
- Lada G.A.** On amphibian parasite *Lucilia bufonivora* (Insecta, Diptera, Calliphoridae) in Tambov region 62
- Ruchin A.B. and Alekseev S.K.** Diet variability of *Rana temporaria* as depends on body size 65
- Fominykh A.S.** On distribution limits of marsh frog (*Rana ridibunda* Pallas, 1771) in Middle Ural region 70

CHRONICLE

- Doronin I.V.** To the history of studies on amphibians and reptiles in Northern Caucasus: Anatoly Georgievich Vysotin (1959 – 1998) 75
- Table of contents 2008 80
- Author index 2008 82
- Rules for authors 84

УДК 598.13:591.16

**НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ УСПЕШНОГО РАЗМНОЖЕНИЯ
СРЕДНЕАЗИАТСКОЙ ЧЕРЕПАХИ – *AGRIONEMYS (TESTUDO) HORSFIELDII* (GRAY, 1844)**

**Е.В. Быкова¹, В.Г. Сорочинский¹, Г.Я. Сорочинский¹,
И.Н. Сорочинская¹, Е.А. Перегонцев²**

¹ ООО «Зоокомплекс»

Узбекистан, 100160, Ташкент, пос. Гагарина, 14

² Госбиоконтроль (Давлат Бионазорат)

Узбекистан, 100149, Ташкент, Таштепинская, 21-А

E-mail: bykovi-7@mail.ru

Поступила в редакцию 14.11.2008 г.

Описаны условия для инкубирования яиц на ферме по выращиванию черепахи *Agrionemys (Testudo) horsfieldii* (Gray, 1844) в Зоокомплексе Республики Узбекистан. Отработана технология сбора, хранения и транспортировки яиц. Определены основные статистические показатели, характеризующие средний уровень варьирующего признака. Приведена краткая характеристика параметров инкубационного черепашьего яйца. Наилучшие результаты инкубации были получены при длине яйца – 46 – 50 мм, ширине – 33 – 34 мм, массе – 21 – 25 г., индексе формы – 61 – 65%, среднем кубическом – 37 – 38 мм. Эмбриональная смертность инкубации составила около 25%. Установлены оптимальные условия для выращивания здорового молодняка. Результатом изучения условий содержания и размножения черепахи *A. horsfieldii* Gray явилась разработка научно-производственной программы по воспроизводству данного вида в условиях питомника. Таким образом, за счет увеличения доли в экспорте искусственно выращенных на ферме черепах происходит ежегодное уменьшение количества черепах, отловленных из дикой природы в целях зооторговли.

Ключевые слова: *Agrionemys horsfieldii*, инкубирование яиц, разведение, ранчинг.

ВВЕДЕНИЕ

Проблема сохранения биологического разнообразия в последние годы приобретает все большее значение. Создание питомников по выращиванию диких животных является одним из путей эффективного решения этой задачи. Отличительной чертой современного этапа работ в этом направлении является то, что интерес привлекают не только редкие, но и такие распространенные на данный момент виды, как среднеазиатская черепаха, *Agrionemys (Testudo) horsfieldii* (Gray, 1844).

Однако антропогенное воздействие – химическое загрязнение, механическое воздействие на почву, рекреационное использование территории, браконьерский сбор черепах – приводит к сокращению численности этого вида на некоторых тер-

риториях. В связи с этим среднеазиатская черепаха внесена в Приложение II CITES и список IUCN – «уязвимый» (Hilton-Taylor, 2000). Поэтому все острее встает вопрос об изучении условий для успешного содержания, а главное размножения данного вида рептилий в искусственных условиях на основе специальных программ.

В литературе имеются сведения по разведению среднеазиатской черепахи (Фролов, Макеев, 1992; Kirshe, 1970; Highfield, 1990; Fritz, Pfau, 2002; Pirog, 2005), также описаны опыты по получению ее гибридов с другими видами *Testudo* – *Testudo horsfieldii* с *Testudo hermanni hermanni* (Gmelin, 1789) – (Kirsche, 1984), *Testudo horsfieldii* с *Testudo graeca iberica* (Pallas, 1814) – (Kabisch, 2001). Однако следует признать, что опыта по разведению в неволе данного вида по сравнению с другими

животными накоплено значительно меньше, так как для этих целей использовались единичные особи или небольшие группы животных.

В 2000 г. в Зоокомплексе (Ташкент, Узбекистан) начала реализовываться научно-производственная программа по разведению и выращиванию среднеазиатской черепахи для промышленных целей. Разработка теоретических и экспериментальных основ данных исследований проводилась в Зоокомплексе уже с 1997 г. (Peregontsev, Sorochinsky, 1997), и к этому времени был накоплен определенный опыт по воспроизводству среднеазиатской черепахи (Theile, 2002; Golenkevich et al., 2005). Параллельно этой работе осуществлялся сбор материала по биологии данного вида в естественной среде обитания на территории Узбекистана. Целью настоящей работы являлось выполнение научно-производственной программы по ранчингу среднеазиатской черепахи. В задачу исследований входила разработка методов отбора яиц, оптимизация условий их инкубации, выращивание молоди.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе представлены результаты реализации данной программы в цикле май 2007 – май 2008 гг. Вылупляемость изучалась на 23740 яйцах. При установлении степени однородности яиц среднеазиатской черепахи для искусственного инкубирования была промерена и взвешена часть закладываемых в инкубатор яиц, отобранных случайным способом – 2500 штук. Для определения потери влаги в результате инкубации было взято 500 яиц.

По номенклатуре CITES, R – ранчинг (ranching) – метод, основанный на сборе яиц, инкубировании и дальнейшем искусственном выращивании. Исследуемые для инкубации яйца брали от маточного поголовья питомника и собирали в естественных условиях в соотношении 1:10. Маточное поголовье состояло из 1070 особей (с соотношением самцов и самок 1:3), постоянно живущих в открытых вольерах на территории Зооком-

плекса в течение 6 лет. Помещенные в вольер черепахи находились в условиях, близких к природным – питались разнотравьем (с добавлением в рацион овощей и фруктов), подверглись действию солнечной радиации, сезонным и суточным колебаниям температуры. Гибель черепах за все годы содержания была незначительной – около 3%.

В природе яйца собирали согласно ежегодному регламенту по ограничению сбора яиц. В областях с высокой плотностью популяции оборудовали вольеры для содержания большого количества самок, протестированных на готовность к откладке яиц. Для стимуляции откладки использовали гонадотропный препарат кратковременного действия – окситоцин, вызывающий сокращение гладкой мускулатуры. Данный препарат широко применяется в ветеринарной практике для стимуляции прохождения яиц при их задержке в яйцеводах (Васильев, 2008). Дозировку препарата подбирали таким образом, что самки несли только готовые к откладке яйца. После откладки яиц самок метили и выпускали в места естественного обитания. На протяжении 7 лет подвергались к испытанию меченые, многократно инъектированные самки. Репродуктивная способность животных оставалась в норме, от них также получали от 1 до 6 яиц (чаще 3). Отсюда можно сделать вывод, что стимуляция беременных самок не оказывает вредного воздействия на организм животных, что согласуется с мнением других авторов (Назарова и др., 1984; Васильев, 2008; Ewert et al., 1978). Небольшую часть яиц в таких районах собирали прямо с поверхности земли.

Собранные яйца перекладывали в ящики с опилками очень аккуратно, в том же положении, в каком они находились в момент откладки (как известно, переворачивание яиц влияет на развитие эмбрионов) (Pigog, 2005). При транспортировке даже на небольшие расстояния яйца были тщательно защищены от сотрясений, которые могут вызвать повреждение скорлупы или содержимого (смещение халаз или перемещение

желтка с центральной позиции). Было отмечено, что чем дольше хранятся яйца и чем хуже условия их хранения, тем больше эмбрионов отстают в росте и развитии. Это отставание на ранних стадиях развития не может потом полностью компенсироваться. По нашим данным, оптимальным для хранения можно считать срок не более 14 дней. Температура помещения, в котором хранятся яйца, должна быть в пределах 20 – 25°C.

После сбора и перевозки яиц производили тщательный осмотр с целью обнаружения возможных трещин в скорлупе и овоскопирование. Треснувшие яйца исключали из инкубации. При овоскопировании определяли положение и размеры воздушной камеры (не следует оставлять для инкубации яйца с подвижной воздушной камерой), желтка, а иногда и зародышевого диска с целью обнаружения «болтунов».

Поверхность яиц бывает как гладкой, так и шероховатой, глянцевой и матовой. По нашим наблюдениям, у яиц с шероховатой скорлупой выводимость ниже по сравнению с яйцами, имеющими гладкую скорлупу.

Яйца, полученные и от маточного поголовья, и собранные в природе, как и в предыдущие годы (Вукова et al., 2007), не имели различий.

Ввиду отсутствия полных детально документированных материалов по определению основных параметров яиц среднеазиатской черепахи, их морфологической структуры, а также методов овоскопирования были использованы общепринятые методики, применяемые для яиц птиц (Бессарабов, 1992). Полученные данные обрабатывали согласно «Алгоритмам биометрии» (Плохинский, 1967).

После осмотра все яйца помещали в инкубационную комнату – помещение, где постоянно поддерживали температуру 29 – 31°C и влажность 80 – 90%, на 7-ярусные деревянные стеллажи с песком, толщина слоя 1 – 2 см. Сверху яйца слегка присыпали влажным песком и накрывали листами бумаги, которые периодически опрыскивали.

Яйца изучали по следующим признакам: длина, ширина, масса, индекс формы, среднее объема яйца по его диаметру – среднее кубическое. Для определения процентного соотношения массы черепашьего яйца к массе тела черепахи проводили взвешивание 20 самок черепах и яиц, отложенных ими.

Определить морфологическую структуру большого количества яиц и соотношение основных компонентов перед укладкой в инкубатор невозможно, так как яйца для этого необходимо вскрыть, поэтому было взято всего 10 яиц.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В литературе описано несколько удачных опытов по инкубации яиц этого вида черепах (Назарова и др., 1984; Казанцева, 1997; Kirsche, 1984; Fritz, Pfau, 2002). У разных авторов данные по вылупляемости яиц черепах колебались от 11.9 до более 70%, но так как количество инкубированных яиц было во всех случаях небольшим – от двух – трех до нескольких десятков – статистически трудно правильно оценить столь малые выборки и достоверно определить влияние различных факторов на процесс инкубации. До сих пор отсутствуют эффективные и унифицированные критерии технологии отбора яиц среднеазиатской черепахи для искусственного инкубирования. Это можно объяснить отсутствием достаточного количества яиц и традиции искусственного разведения этого вида рептилий.

Параметры яйца. Основные параметры яиц среднеазиатской черепахи, инкубированных в Зоокомплексе Республики Узбекистан в 2007 г.: длина 46.5 ± 0.17 мм; ширина 30.2 ± 0.08 мм; масса 23.8 ± 0.18 г; индекс формы 67.6 ± 0.05 ; среднее кубическое 38.0 ± 0.09 .

Нами изучалась зависимость вылупляемости от вышеназванных показателей инкубируемых яиц. Результаты приведены на рис. 1 – 5. Главным критерием была выводимость яиц 70% и выше. Значения всех

показателей яйца в пределах среднего давали выводимость выше 70%. Так, наилучшие показатели достигаются при инкубации яиц длиной около 50 мм (см. рис. 1).

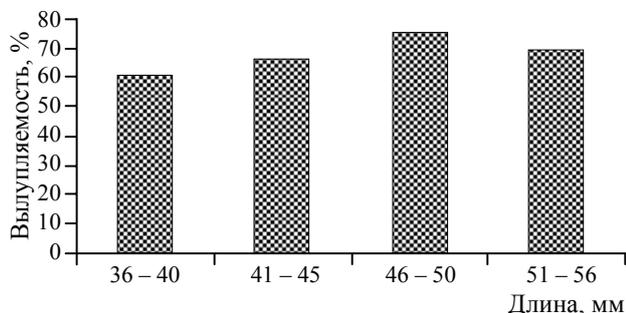


Рис. 1. Выводимость из оплодотворенных яиц в зависимости от длины яйца

Другим показателем, влияющим на выводимость, является ширина яиц (см. рис. 2). Несмотря на то что оптимум находится в пределах средних значений (29 – 30 мм), интересным является тот факт, что с увеличением ширины яйца отмечается увеличение выводимости.

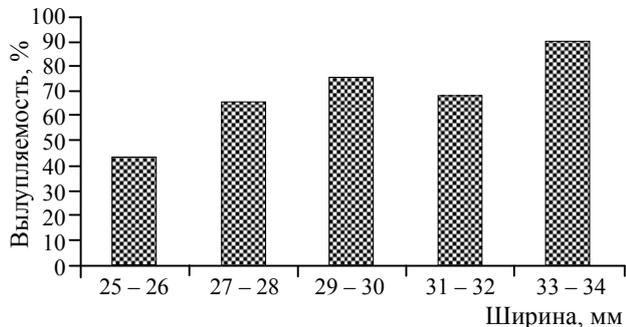


Рис. 2. Выводимость из оплодотворенных яиц в зависимости от ширины яйца

Важным показателем, позволяющим достичь хорошей выводимости, является также масса яиц. Оптимальной, по нашим данным, является масса от 21 до 30 г. Из приведенных данных видно, что выводимость коррелирует с размерами и весом яиц. Самый высокий процент выводимости наблюдается из яиц, размер и вес которых близок к средним величинам. При значениях, выходящих за эти пределы в большую или меньшую сторону, выводимость оказывается ниже 60 – 70%.

Была суммирована масса всех инкубированных яиц, из которых вылупились черепахи, и масса всех вылупившихся черепах, определено отношение этих величин. В результате получено, что масса вылупившихся черепах составляет в среднем 72.8% от массы яиц, при достаточно большом разбросе от минимальных до максимальных значений (от 60 до 80%) (см. рис. 3).

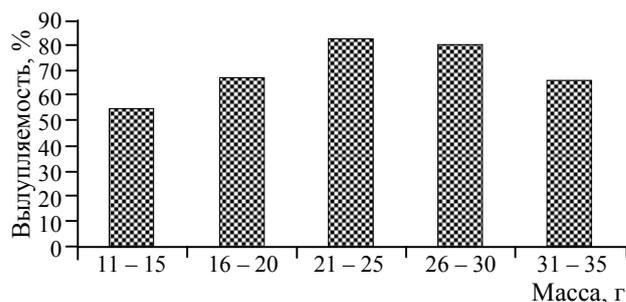


Рис. 3. Выводимость из оплодотворенных яиц в зависимости от массы яйца

Изучая форму яйца, пришли к выводу, что она также является важным показателем. Наиболее сжатую характеристику формы яйца дает индекс, определяемый как отношение короткой оси яйца к длинной. Индекс формы яйца у яиц среднеазиатской черепахи равен 60 – 70% (см. рис. 4), значительные отклонения от нормы могут указывать на непригодность яйца к инкубации и на возможность неправильного развития эмбриона.

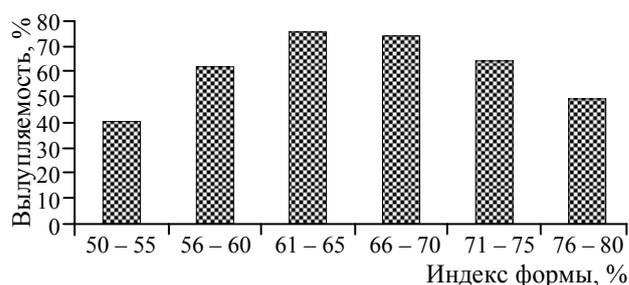


Рис. 4. Выводимость из оплодотворенных яиц в зависимости от индекса формы

Изучаемым показателем, также влияющим на полноценность яиц была, величина, характеризующая среднее объема яиц по их диаметру – среднее кубическое.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ УСПЕШНОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

Нами установлена некоторая зависимость между выводимостью и величиной среднего кубического (см. рис. 5). Оптимальные значения находятся в пределах среднего значения. Увеличение значений этого параметра приводит к снижению выводимости до 50%. Таким образом, можно отметить, что этот параметр также влияет на результаты инкубации.

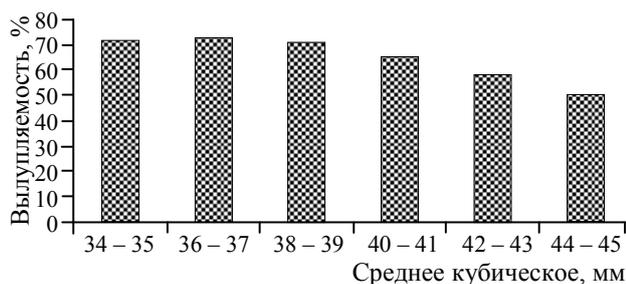


Рис. 5. Вылупляемость из оплодотворенных яиц в зависимости от величины среднего кубического

Из вышеописанного можно сделать заключение, что естественный отбор играет стабилизирующую роль, исключая крайние формы.

Анализируя морфологическую структуру черепашьего яйца (таблица), следует подчеркнуть, что наибольшую по массе его часть составляет желток – 47.6%, в то время как белок – 39%, вследствие этого массовая доля скорлупы равна 13.4%.

Морфологическая структура яйца черепах ($n = 10$)

Параметры	Среднее	Колебания величин в пределах
Масса, г	27.6	22.5 – 31.5
Длина, мм	47.5	45.0 – 50.0
Ширина, мм	32.1	30.4 – 33.5
Индекс формы, мм	68.0	63.6 – 73.3
Max периметр, мм	125.0	122.1 – 130.6
Min периметр, мм	100.9	95.5 – 105.2
Ёмкость яйца, мл	23.4	22.0 – 25.0
Масса белка, г	10.8	8.0 – 12.7
Масса белка, %	39.0	29.4 – 43.8
Масса желтка, г	13.1	10.4 – 16.5
Масса желтка, %	47.6	41.3 – 57.7
Масса скорлупы, г	3.8	3.0 – 5.8
Масса скорлупы, %	13.4	12.0 – 18.4

Как известно, строение яиц определяется содержанием в них желтка (Токин, 1970). Яйца среднеазиатской черепахи с большим количеством желтка, который расположен в цитоплазме, полярно-телолоцитарные. Соотношение массы среднего черепашьего яйца в процентах к массе средней черепахи составило немногим более 3%.

Условия инкубации – влажность, температура. Определение оптимального температурно-влажностного режима, а в дальнейшем четкое его соблюдение является основой успешного инкубирования. Различные авторы считают оптимальными разные уровни относительной влажности для инкубирования яиц среднеазиатской черепахи. Е. Казанцева (1997) рекомендует 50 – 70%-ную влажность. С. Назарова (Назарова и др., 1984) считает 70 – 80%-ную влажность более приемлемой. Систематическое взвешивание в процессе инкубирования позволяет определить падение массы яйца и является основой оценки правильности тепловых и влажностных условий.

В нашем опыте все яйца с первых дней теряли воду и соответственно массу приблизительно одинаково. Из 500 яиц, средний вес которых в день откладки составил 23.2 г, каждое яйцо, каждые 10 суток инкубации теряло по 1.2 – 1.7% массы. На 60-е сутки общая потеря массы составила 1.9 г (8.2%) при среднем весе яиц 21.3 г. Лишь у небольшой части яиц уже с начала инкубации наблюдалось значительное падение массы (до 1% в день) и увеличение воздушной камеры. По всей видимости, это связано с недостаточной толщиной скорлупы у этих яиц. Визуально толщину скорлупы черепашьего яйца перед укладкой в инкубатор трудно определить. Однако уже в процессе хранения уменьшение массы яиц с тонкой скорлупой очень велико.

В результате чрезмерного испарения воды наблюдается обезвоживание зародышей, а общее падение массы яйца может превышать 50%. В таких случаях зародыши погибают в яйце. В нашем случае яйца были инкубированы в достаточно влажном суб-

страте – 80 – 90%. В предыдущих опытах, при 70 – 80%-ной влажности за весь срок инкубации яйца теряли в среднем 12% от первоначального веса, так как субстрат был более сухим (Vykova et al., 2007). Таким образом, заданная нами относительная влажность 80 – 90%, по-видимому, является более подходящей для этого вида рептилий, учитывая невысокий процент потери яйцами влаги.

Как известно, одним из наиболее существенных факторов для правильного развития зародыша является температура. В литературе отсутствуют исчерпывающие сравнительные данные о влиянии различных температур инкубации на выводимость среднеазиатской черепахи. В отдельных публикациях обычно приводятся результаты инкубации яиц, полученные только при одном установленном уровне температуры, без одновременного введения альтернативных уровней. В литературе можно встретить различные точки зрения по поводу оптимальной температуры помещения для инкубации яиц: 26°C (Назарова и др., 1984), 30°C (Pirog, 2005), 31°C (Highfield, 1990), 30 – 33°C и 32 – 35°C (Fritz, Pfau, 2002). Как видим, диапазон температур, рекомендуемый разными авторами, достаточно велик. Инкубация яиц среднеазиатской черепахи, по литературным данным, продолжается в среднем 70 – 80 дней (Fritz, Pfau, 2002; Pirog, 2005). В наших исследованиях яйца инкубировались в нескольких группах с различным уровнем температуры. В результате изучения влияния температурного фактора на сроки инкубации нами сделан простой вывод: длительность инкубационного периода зависит от температуры: 100 – 125 дней – при температуре 22 – 24°C и 60 – 70 дней при температуре 30 – 33°C. Самая высокая выводимость была установлена при температуре инкубации 29 – 31°C. При изменении температуры как в сторону увеличения, так и уменьшения, вылупляемость снижалась.

Со значительным уменьшением температуры имеет место и соответствующее уменьшение в сравнении с нормой развития

в дальнейшем и эмбрионов черепах. Напротив, с заметным увеличением температуры ускоряется развитие черепах. Однако слишком высокий подъем температуры ведет к появлению различных отклонений от нормы у эмбрионов. Отклонения могут быть незначительными, такими как увеличение щитков, и значительными – отсутствие или наоборот появление добавочных органов.

Основную массу яиц инкубировали в оптимальных условиях, при температуре 29±2°C и 80 – 90%-ной относительной влажности. Таким образом, по нашим данным, среднее время от укладки яиц до начала пробивания скорлупы в области «экватора» яйца составило около 70 дней, что соответствует литературным данным (Highfield, 1990; Fritz, Pfau, 2002; Pirog, 2005). Нами не установлена зависимость длины и массы яйца от времени инкубирования. Этот показатель зависит от индивидуума, так, у некоторых черепах одного размера вылупление происходит за короткое время, тогда как другим для этого требуется больше времени. От времени наклева до полного освобождения от скорлупы проходило 6 – 30 часов.

Постэмбриональное развитие. Когда черепахи выходят из яйца, они имеют неправильную форму, так как были сложены в яйце. В первую неделю панцирь остается довольно пластичным и нормальную форму он принимает через несколько дней или даже часов (при условии высокой влажности).

После визуального осмотра и овоскопирования на инкубацию из 28228 яиц было отложено 23740 (16% яиц было выбраковано). Эмбриональная выживаемость этих яиц составляла 75%, соответственно вывелось 17738 особей, из которых 94% можно по внешнему виду считать нормальными – здоровым молодняком.

В общей массе вылупившихся черепах было 27 пар симметричных и асимметричных близнецов (0.3%), 6.8% особей с втянутым желточным мешком, у 5.5% особей желточный мешок впоследствии втянулся, а у 1.3% – нет, и черепашата погибли через несколько дней. 1.1% черепах оказались

очень слабыми, не смогли пробить скорлупу и задохнулись в яйце; 0.6% вылупившихся черепашат имели дефекты панциря, 1.4% – различные морфологические дефекты (отсутствие конечностей, неправильная форма конечностей и другое). 1.7% черепашат погибли в течение первых дней после вылупления. Таким образом, с учетом брака выход здорового молодняка составил немногим более 70% от общего количества заложенных яиц. Наряду с нормально развитыми черепахами имелось 7 тератов – двойниковые уродства (дубликации). Как правило, двойниковые уродства у черепах встречаются редко (Хозацкий, 1991). В данном выводке мы наблюдали особей с разной степенью тератодубликаций – от явления тератодимии, когда удвоению подвергается только часть тела, до явления тератопагии, когда развиваются два почти самостоятельных организма, лишь частично соединенных друг с другом в какой-нибудь части тела. Имелась 1 черепаха с раздвоением передней части головы, четырьмя глазами и одним ртом; 3 черепахи имели по две головы и две шеи, но при этом – одно туловище и две пары конечностей. Пара особей имела не только по 2 самостоятельные головы и шеи, но и нормально развитые относящиеся к каждой голове 2 пары передних конечностей, черепахи были соединены начиная с середины туловища, соответственно задних ног – лишь одна пара (ксифопаги). Также уникальным был экземпляр, представляющий из себя 2 самостоятельные особи, соединенные на незначительном участке пластрона в области груди, черепахи располагались мордами друг к другу – «сиамские близнецы».

Наблюдаемые уродства эмбрионов, возможно, связаны с наличием двух и более яйцеклеток в одном яйце. В этом случае может происходить удвоение отдельных органов (Бессарабов, 1992). Нарушения, вероятно, происходят уже на ранних стадиях эмбриогенеза – бластулы или ранней гаструлы (Токин, 1970).

Черепашата вылупляются с открытыми глазами, выраженным яйцевым зубом. Вы-

ращивание молоди осуществлялось в вольерах – 3-ярусных деревянных стеллажах площадью 0.75×1.5 м, разделенных на 2 части, с укрытиями и лампами накаливания. Дневная температура в вольере 30 – 32°C, ночная – 24 – 26°C, влажность – 70 – 80%. Через неделю малыши начинают питаться. Молодняк кормят мелко тертыми овощами и фруктами, резаной травой, творогом, вареными яйцами, печенью с добавлением витаминов и минералов. Кормление происходит один раз в сутки, 5 дней в неделю. В условиях содержания при заданном режиме большая часть животных вырастает за 8 месяцев от 25.2 – 48.6 мм, при весе около 20 г (на момент вылупления), до размеров карапакса более 60 мм при весе около 60 г. В природе такой размер соответствует 3 – 4-летним животным. Смертность молодняка от вылупления до достижения товарного размера за весь период выращивания составила менее 5%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучены основные статистические показатели яиц среднеазиатской черепахи, инкубируемых в Зоокомплексе Республики Узбекистан, по признакам: длина, ширина, масса, индекс формы, среднее кубическое. Установлена относительная однородность совокупности инкубируемых яиц. Значение всех параметров близко к средним у яиц с хорошей выводимостью. С увеличением значений ширины яйца идет увеличение выводимости, а увеличение значения среднего кубического, напротив, ведет к уменьшению выводимости.

Длительность инкубации при заданных условиях (температуре 29±2°C, относительной влажности 80 – 90%) равна 70 дням, выводимость – 75%.

В результате создания фермы по искусственному выведению и выращиванию черепах происходит снижение промысловых заготовок дикой черепахи – важнейшего фактора, влияющего на численность популяции. Так, в 2002 г. в Узбекистане легально было заготовлено более 30000 голов дикой черепахи. К 2007 г. количество заготовлен-

ных диких черепах постепенно снизилось до 9300.

Ежегодное уменьшение количества черепах, отловленных из дикой природы в целях зооторговли, происходит за счет увеличения доли в экспорте искусственно выращенных на ферме.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бессарабов Б.Ф. 1992. Практикум по инкубации яиц и эмбриологии сельскохозяйственной птицы. М.: Агропромиздат. 144 с.

Васильев Д. 2008. Черепахи. Содержание, болезни и лечение. М.: Аквариум. 420 с.

Казанцева Е.К. 1997. Содержание и разведение среднеазиатской черепахи (*Agrionemys horsfieldii*) в Новосибирском зоопарке // Разведение диких животных: Сб. науч. работ Новосибирского зоопарка. Новосибирск. С. 24 – 28.

Назарова С.Д., Богданова-Березовская И.Г., Турдыев А.А. 1984. Инкубация яиц среднеазиатской черепахи (*Testudo horsfieldii*) в лабораторных условиях // Узбекский биол. журн. №1. С. 40 – 41.

Плохинский Н.А. 1967. Алгоритмы биометрии. М.: Изд-во Моск. ун-та. 80 с.

Токин Б.П. 1970. Общая эмбриология. М.: Высш. шк. 507 с.

Фролов В.Е., Макеев В.А. 1992. Предпосылки создания фермы по разведению среднеазиатской черепахи // Науч. исслед. в зоол. парках (Москва). Вып. 2. С. 55 – 60.

Хозацкий Л.И. 1991. Двойниковые уродства у пресмыкающихся // Герпетологические исследования. Л.: Изд-во «ЛИСС». Вып. 1. С. 164 – 170.

Быкова Е.В., Сорочинский В.Г., Голенкевич А.В., Перегонцев Е.А., Сорочинская И.Н., Сорочинский Г.Я. 2007. Ranching as a method of conservation of the wild population of horsfield's

tortoise, *Agrionemys horsfieldii* Gray // Rus. J. Herpetol. Vol. 14, №3. P. 232 – 236.

Ewert M.F., Zegler I.M., Michall A. 1978. Hormonal induction of oviposition in turtles // Herpetologica. Vol. 34, №3. P. 314-318.

Fritz Ch., Pfau Beate. 2002. Care and breeding of the Afghan or steppe tortoise, *Testudo horsfieldii* // Radiata. Vol. 11, № 4. P. 21 – 42.

Golenkevich A.V., Peregontsev E.A., Sorochinskiy G.Y., Sorochinskaya I.N., Sorochinskiy V.G. 2005. Ranching of Horsfield tortoise in Uzbekistan // 5 World Congress of Herpetology: Abstracts and programme / University of Stellenbosch. Stellenbosch. P. 130.

Highfield A.C. 1990. Keeping and breeding tortoises in captivity. Bristol: R&A Publishing Ltd. 149 p.

Hilton-Taylor C. (Compliter). 2000. 2000 IUCN Red List of Threatened Species. Gland; Cambridge: IUCN. xvii + 61 p.

Kabisch K. 2001. Bastardisierung von *Testudo horsfieldii* (Gray, 1844) und *Testudo graeca ibera* (Pallas, 1814) // Sauria, Berlin. Vol. 23, №4. P. 7 – 11.

Kirshe W. 1970. The housing and regular breeding of Mediterranean tortoises in captivity // Intern. Zoo Year Book. № 4. P. 42 – 49.

Kirshe W. 1984. Bastardierung von *Testudo horsfieldii* (Gray) und *Testudo h. hermanni* Gmelin. // Amphibia-Reptilia. Vol. 5. P. 43 – 54.

Peregontsev E., Sorochinsky G. 1977. Tortoise (*Agrionemys horsfieldii* Gray): Resources and utilization in Uzbekistan // Herpetology'97. Third World Congress of Herpetology. Prague. P. 161.

Pirog E.G. 2005. Russian tortoises: a complete guide to *Testudo*. Neptune City: TFH Publications. 128 p.

Theile S. 2002. Ranching and breeding of *Testudo horsfieldii* in Uzbekistan // Radiata. Vol. 11, №4. P. 3 – 20.

**SOME ASPECTS OF SUCCESSFUL REPRODUCTION OF TORTOISE
AGRIONEMYS (TESTUDO) HORSFELDII (GRAY, 1844)**

**E.V. Bykova¹, V.G. Sorochinsky¹, G.Ya. Sorochinsky¹,
I.N. Sorochinskaya¹, and E.A. Peregontsev²**

¹ *Zoocomplex Ltd.*

14 Gagarina pos., Tashkent 100160, Uzbekistan

² *Gosbiocontrol (Davlat Bionazorat)*

21-A Tashtepinskaya Str., Tashkent 100149, Uzbekistan

E-mail: bykovi-7@mail.ru

Optimal conditions of farm incubation of tortoise *Agrionemys (Testudo) horsfeldii* (Gray 1844) eggs at Zoocomplex (Republic of Uzbekistan) are described. Our technology of collection, storage and transportation of eggs has been tried out. Main statistical values (MSV) to characterize the average level of varying characters are identified. A brief characteristics of the parameters of an incubated tortoise egg to achieve the best results is given (an egg length of 45 – 50 mm; a width 33 – 34 mm; a weight 21 – 25 g; a shape index, 61 – 65%; an average cubic size 33 – 38 mm). The mortality of embryos during incubation reached 25%. Optimal conditions for rearing of healthy young tortoises were selected. A scientific and industrial program of reproduction of this tortoise species in nursery conditions has been developed as a result of our study of the conditions of maintenance and reproduction of tortoise *A. horsfeldii* Gray, owing to which the annual withdrawal of tortoises from wild nature for sale decreased at the expense of reptiles ranched at farms.

Key words: *Agrionemys horsfeldii*, egg incubation, rearing, ranching.

УДК [598.115.33:575](470.44/.47)

**ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИЙ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ –
VIPERA RENARDI (REPTILIA: VIPERIDAE)
НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ
ПО РЕЗУЛЬТАТАМ СЕКВЕНИРОВАНИЯ МИТОХОНДРИАЛЬНЫХ ГЕНОВ
ЦИТОХРОМА *b* И *c*, НАДН-ДЕГИДРОГЕНАЗЫ И 12S РИБОСОМНОЙ РНК**

Е.В. Завьялов¹, Р.В. Ефимов¹, В.Г. Табачишин², О.А. Помазенко¹

¹ Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: biofac@sgu.ru

² Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24
E-mail: tabachishinvg@sevin.ru

Поступила в редакцию 14.09.2008 г.

Рассматриваются генетические различия гадюковых змей с территории Поволжья и других регионов России на основе молекулярного анализа. Исследованные экземпляры гадюк рода *Vipera* по результатам сравнения нуклеотидных последовательностей 12S рРНК разделились на три кластера. Первый образовали экземпляры *Vipera nikolskii* из Саратовской области. Вторым сформировали экземпляры *V. berus* из Пензенской области. Степная гадюка образовала отдельный кластер. От гадюк из Саратовской области она отличается на 25 п.н., из которых 19 представлены транзигциями и 6-трансверсиями. От гадюк из Пензенской области отличается на 24 п.н., из которых 19 представлены транзигциями и 5-трансверсиями. В изученном фрагменте гена 12S рРНК у степной гадюки была обнаружена делеция размером 2 п.н., отсутствующая у двух первых групп. Следует отметить, что нуклеотидная последовательность степной гадюки с крайнего юго-востока саратовского Заволжья отличается на 5 нуклеотидов от остальных степных гадюк с севера саратовского Правобережья и Волгоградской области. Во всех сравнениях степная гадюка образовывала отдельный кластер. Она находилась практически на равном удалении как от гадюки Никольского, так и от обыкновенной гадюки. Полученные сведения рассматриваются нами как основа для дальнейших исследований по данной проблеме.

Ключевые слова: *Vipera*, *Vipera renardi*, *Vipera nikolskii*, *Vipera berus*, нуклеотидная последовательность, генетическая дистанция.

ВВЕДЕНИЕ

Развитие молекулярной генетики на современном этапе способствует становлению филогенетики и генной систематики. Данные отрасли знаний находят применение при решении спорных вопросов относительно таксонов, систематический статус которых не был надежно установлен при использовании традиционных методов морфологического анализа. Одним из них является восточная степная гадюка *Vipera (Peliias) renardi* (Christoph, 1861), имеющая широкий ареал в Восточной Ев-

ропе и Западной Азии (Ананьева и др., 2004; Бакиев и др., 2004; Табачишина и др., 2007). Обширные современные морфологические исследования показали, что географические популяции гадюки с севера ее распространения в Поволжье высоко специфичны. Данное обстоятельство определяет вероятность (при накоплении дополнительных сведений) выделения их в отдельную группировку подвидового ранга (Завьялов и др., 2001; Табачишина и др., 2002). Однако на основании только морфологических, экологических и кариологических данных обоснованные выводы в этом

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ

направлении сделать затруднительно (Великов и др., 2006; Завьялов и др., 2006). Поэтому дальнейшие исследования по данной тематике целесообразно проводить с привлечением методов молекулярной биологии.

Особую роль в таксономии животных приобрело сравнение нуклеотидных последовательностей митохондриальных генов (Горбунова, Баранов, 1997; Чемерис и др., 1999; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Семенова и др., 2004; Garrigues et al., 2005; Ursenbacher et al., 2006; Huang et al., 2007). Цель настоящего исследования заключалась в выявлении генетических различий между популяциями степной гадюки с территории Поволжья и других регионов России на основе анализа молекул ДНК. В задачи работ входил сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей митохондриальных генов цитохрома *b*, цитохрома *c*, НАДН-дегидрогеназы, 12S рРНК гадюк из районов сплошного распространения и окраинных поселений рептилий. При анализе микросателлитных локусов необходимо было определить и сравнить генотипы исследуемых экземпляров. Кроме того, ставилась задача определения степени генетического родства степной гадюки с другими видами рода на основании секвенирования и анализа митохондриальной ДНК.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для данной работы послужили образцы печени и крови гадюк (*Vipera renardi*), собранных на территории Саратовской, Волгоградской областей и Краснодарского края, хранящиеся в Зоологическом музее Саратовского государственного университета (табл. 1). Тотальную ДНК из них выделяли по стандартной методике (Sambrook et al., 1989), применяемой в отношении рептилий. Тотальную ДНК из крови извлекали с использованием набора «Diatom Prep 100» (ГенЛаб) в соответствии с методикой фирмы изготовителя.

Для проведения полимеразной цепной реакции использовали олигонуклеотидные праймеры, подобранные по нуклеотидным

последовательностям из международной базы данных Genebank (Франция). Секвенирование очищенных двухцепочечных ПЦР продуктов митохондриальных генов проводили по методу Сенгера (Sanger et al., 1977). Электрофоретическое разделение продуктов секвенирующей реакции осуществляли с помощью автоматического 8-капиллярного ДНК-секвенатора SEQ 2000XL (Beckman Coulter). Для выравнивания секвенированных нуклеотидных последовательностей митохондриальных генов использовали программы Clustal W и BioEdit Sequence Alignment Editor. Для построения дендрограмм применяли пакет прикладных программ MEGA 4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (Tamura et al., 2007). Анализ флуоресцентно-меченых продуктов амплификации микросателлитных локусов проводили с помощью генетического анализатора 3130XL (Applied Biosystems).

Таблица 1

Географическая и количественная характеристика сборов *Vipera renardi*, использованных в анализе

Место сбора	Кол-во
Саратовская область	
Хвалынский район, окрестности с. Ст. Лебежайка	2
Александровогайский район, окрестности с. Ветелки	2
Волгоградская область	
Камышинский район, окрестности г. Камышина	1
Краснодарский край	
Ейский район, окрестности пос. Ясенская Переправа	1
Горячключевской район, окрестности пос. Молькино	1

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для исследования межвидовых взаимоотношений степной гадюки с другими видами этого рода было решено использовать сравнение нуклеотидных последовательностей митохондриальных генов цитохрома *b*, цитохрома *c*, НАДН-дегидрогеназы и 12S рРНК. На основе сравнения нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b*

V. renardi, *V. nikolskii*, *V. berus* и *V. barani* были рассчитаны генетические дистанции (табл. 2). В ходе анализа использовался также ген НАДН-дегидрогеназы. При этом сравнивались нуклеотидные последовательности степной гадюки с последовательностями гадюк Никольского и обыкновенной. Различия между ними составили 40 п.н.

Таблица 2

Уровень генетических различий между видами гадюковых змей рода *Vipera* по цитохрому *b*

Вид	Вид			
	<i>V. berus</i>	<i>V. nikolskii</i>	<i>V. barani</i>	<i>V. renardi</i>
<i>V. berus</i>	0.000	–	–	–
<i>V. nikolskii</i>	0.005	0.000	–	–
<i>V. barani</i>	0.020	0.018	0.000	–
<i>V. renardi</i>	0.027	0.025	0.018	0.000

На следующем этапе работ анализировались нуклеотидные последовательности митохондриального гена цитохром *c* оксидазы. Для сравнения были взяты нуклеотидные последовательности фрагмента гена CO III (733 п.н.) гадюки Никольского из Саратовской области, а также обыкновенные гадюки из Пензенской области (Ефимов и др., 2007). Постановка секвенирующей реакции проводилась с использованием 2 мкл очищенной ДНК, 3.2 пМ каждого праймера и набора DTCS (Beckman Coulter). Определение нуклеотидной последовательности было выполнено на автоматическом секвенаторе SEQ 2000 XL в режиме автоматического секвенирования на базе лаборатории молекулярной биологии Саратовского госуниверситета. Секвенированные нуклеотидные последовательности тяжелой и легкой цепей были сочленены вручную.

Для определения генетических дистанций между исследованными экземплярами использовали величину *r*-дистанций. Для исследованных экземпляров дистанции рассчитывались с помощью программы MEGA 4 – Molecular Evolutionary Genetics Analysis (Tamura et al., 2007). Полученные результаты сведены в табл. 3.

На основе полученных результатов было построено «филогенетическое дерево»

(рис. 1). Экземпляр степной гадюки образовал отдельный кластер, что свидетельствует о принадлежности данного экземпляра к самостоятельному виду (Ефимов и др., 2008).

Таблица 3

Генетические дистанции гадюк рода *Vipera*, рассчитанные на основе анализа нуклеотидной последовательности CO III

Вид	Вид		
	<i>V. renardi</i>	<i>V. nikolskii</i>	<i>V. berus</i>
<i>V. renardi</i>	0.000	–	–
<i>V. nikolskii</i>	0.079	0.000	–
<i>V. berus</i>	0.071	0.026	0.000

На следующем этапе анализировались нуклеотидные последовательности митохондриального гена 12S рРНК. Для проведения амплификации его фрагмента были использованы праймеры, подобранные по нуклеотидной последовательности степной гадюки из базы данных Genebank (EF012817). Помимо нуклеотидных последовательностей *V. renardi* для сравнения использовались гадюки Никольского и обыкновенная из Саратовской и Пензенской областей.

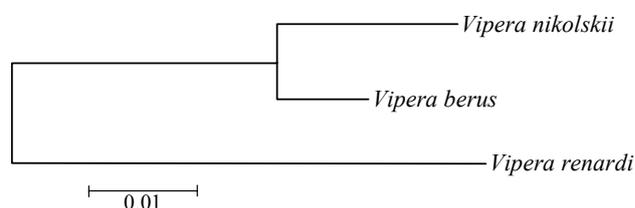


Рис. 1. «Филогенетическое дерево», построенное по данным нуклеотидной последовательности фрагмента гена CO III с использованием метода минимальной эволюции

Все исследованные экземпляры гадюк по результатам сравнения нуклеотидных последовательностей 12S рРНК разделились на три кластера. Первый кластер образовали экземпляры гадюки Никольского из Саратовской области. Второй сформировали экземпляры гадюки обыкновенной из Пензенской области. Степная гадюка образовала отдельный кластер. При попарном ее сравнении с представителями первых двух групп были получены следующие результаты. От *V. nikolskii* из Саратовской области она от-

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ

личается на 25 п.н., из которых 19 представлены транзициями и 6 трансверсиями. От *V. berus* из Пензенской области отличается на 24 п.н., из которых 19 представлены транзициями и 5 трансверсиями. В изученном фрагменте гена 12S рРНК у степной гадюки была обнаружена делеция размером 2 п.н., отсутствующая у двух первых групп. Следует отметить, что нуклеотидная последовательность степной гадюки из Александрово-гайского района отличается на 5 нуклеотидов от остальных степных гадюк из саратовского Заволжья и Волгоградской области. Во всех сравнениях степная гадюка образовывала отдельный кластер. Она находилась практически на равном удалении как от гадюки Никольского, так и от обыкновенной гадюки.

Митохондриальная ДНК в связи с материнским характером наследования не позволяет анализировать гибридные особи. Большим подспорьем в данной ситуации является изучение ядерной ДНК. Наиболее часто используемыми ядерными маркерами для анализа генетического полиморфизма популяций являются микросателлитные локусы (Сингер, Берг, 1998; Иванов, Киселев, 2005). В связи с этим для исследования внутривидовой вариабельности гадюк и анализа возможности гибридизации было решено использовать микросателлитные локусы. Для степных гадюк из Саратовской, Волгоградской областей и Краснодарского края исследован микросателлитный локус 7 – 87. Выявлены следующие генотипы: Ren1 – 154, 166, Ren2 – 160, 170, Ren3 – 154, Ren4 – 172, 174 п.н. (рис. 2).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе осуществленных исследований впервые удалось секвенировать ген цитохрома *c* оксидазы для степной гадюки и депонировать полученные материалы в базу данных Genebank:
 LOCUS EU625371 733 bp DNA linear VRT
 05-APR-2008
 1 csaagcccat gacctcttac gggggcagca agctcactac
 ttctagcctc aggttttagcc

```

61 ctgtggttcc atacaacttc aacaattgta ttgaagttag
gtttacttac catctcccta
121 accctcatcc aatggtgacg cgatgtagtt cga-
gaaagca cctaccaagg acatcacacc
181 acaggcgtcc aaaaaaacat acgctacggc ataatcc-
tat tcattacatc agaagtttcc
241 ttttctctgg ggttctctg gacgctatac catgttagcc
tggtagccac cccagaacta
301 ggtgcagagt gaccgccaac tggcatctcc
ccctaaacc ctatagacgt cctctactt
361 aaacctgcag ttctactatc atctggggca acaattactt
gatctacca ctcttaata
421 aaaggggaaca agaaagaagc aacctatgct
ctaataatca ctattatact cgggtgttac
481 ttacagccc tcaagtatc agaatatata gacaccccat
ttaccatctc agacagcgta
541 tacgggtcat tatttttgt agctacaggt ttccatggcc
tccatgttat aatcggaacc
601 tcattcttac taactgcct aatacgcta attaagtcc
acttacaac caccaccac
661 ttggatagc aagcagcaat ctgatattga cacttcgtag
acatcgtatg acttttecta
721 tatattcag tat
    
```

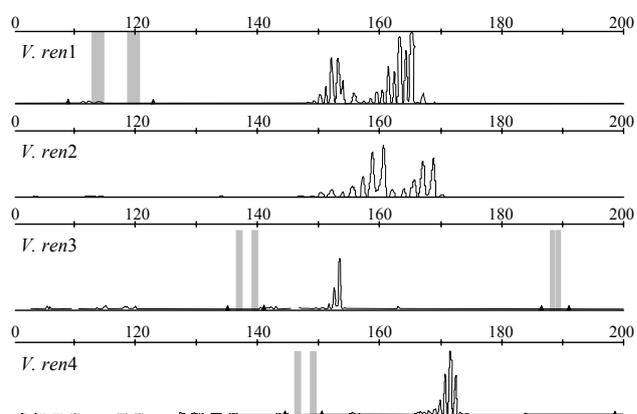


Рис. 2. Электрофореграмма разделения продуктов ПЦР микросателлитного локуса 7 – 87 для степных гадюк из Волгоградской области (*V. ren1* – 2), Краснодарского края (*V. ren3*) и Хвалынского района Саратовской области (*V. ren4*)

На данном этапе исследований пока не представляется возможным более точно определить таксономическое положение поволжских популяций восточной степной гадюки. Однако полученные сведения рассматриваются нами как основа для дальнейших исследований по данной проблеме. Кроме то-

го, выявленные генетические различия между восточной степной гадюкой и другими таксонами рода служат еще одним доказательством их видовой самостоятельности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г., Даревский И.С., Рябов С.А., Барабанов А.В. 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус) / Зоол. ин-т РАН. СПб. 232 с.
- Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю. 2004. Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самар. науч. центра РАН. 192 с.
- Великов В.А., Ефимов Р.В., Завьялов Е.В., Кузнецов П.Е., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В., Кайбелева Э.И. 2006. Генетическая дивергенция некоторых видов гадюк (Reptilia: Viperidae, *Vipera*) по результатам секвенирования генов НАДН-дегидрогеназы и 12S рибосомальной РНК // Современная герпетология. Т. 5/6. С. 41 – 49.
- Горбунова В.Н., Баранов В.С. 1997. Введение в молекулярную диагностику и генотерапию наследственных заболеваний. СПб.: Специальная литература. 287 с.
- Ефимов Р.В., Завьялов Е.В., Великов В.А., Табачишин В.Г. 2007. Предварительные данные о генетической дифференциации нижеволжских популяций гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*, Viperidae) по результатам секвенирования генов 12S рибосомной РНК и цитохромоксидазы III // Современная герпетология. Т. 7, вып. 1/2. С. 69 – 75.
- Ефимов Р.В., Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. 2008. Аспекты экологической сегрегации и технология видовой идентификации гадюковых змей (Reptilia: Viperidae, *Vipera*) в Поволжье на основе генотипирования // Поволж. экол. журн. № 2. С. 147 – 153.
- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В. 2001. Современное распространение и морфологическая характеристика степной гадюки (*Vipera ursinii*) в Поволжье // Вопросы герпетологии. М.: Изд-во МГУ. С. 101 – 104.
- Завьялов Е.В., Кайбелева Э.И., Табачишин В.Г. 2006. Сравнительная кариологическая характеристика гадюки Никольского (*Vipera (Peliias) nikolskii*) из пойм малых рек Волжского и Донского бассейнов // Современная герпетология. Т. 5/6. С. 100 – 103.
- Иванов В.И., Киселев Л.Л. 2005. Геномика – медицина. М.: Академкнига. 392 с.
- Калябина-Хауф С.А., Ананьева Н.Б. 2004. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц *Lacerta agilis* L. 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома *b*) / Зоологический ин-т РАН. СПб. 108 с.
- Семенова С.К., Корсуненко А.В., Васильев В.А., Перешкольник С.Л., Мазанаева Л.Ф., Банникова А.А., Русков А.П. 2004. RAPD-изменчивость средиземноморской черепахи *Testudo graeca* L. (Testudinidae) // Генетика. Т. 40, № 12. С. 1628 – 1636.
- Сингер М., Берг П. 1998. Гены и геномы. М.: Мир. 391 с.
- Табачишина И.Е., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. 2002. Морфо-экологическая характеристика нижеволжских популяций степной гадюки (*Vipera ursinii*) // Поволж. экол. журн. №1. С. 76 – 81.
- Табачишина И.Е., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В. 2007. К уточнению северной границы распространения восточной степной гадюки (*Vipera renardi*) в Поволжье // Поволж. экол. журн. №3. С. 271 – 277.
- Чемерис А.В., Ахунов Э.Д., Вахитов В.А. 1999. Секвенирование ДНК. М.: Наука. 429 с.
- Garrigues T., Dauga C., Ferquel E., Choumet V., Failloux A. 2005. Molecular phylogeny of *Vipera* Laurenti, 1768 and related genera *Macrovipera* (Reuss, 1927) and *Daboia* (Gray, 1842), with comments about neurotoxic *Vipera aspis aspis* population // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 35, №1. P. 35 – 47.
- Huang S., He S., Peng Z., Zhao K., Zhao E. 2007. Molecular phylogeography of endangered sharp-snouted pitviper (*Deinagkistrodon acutus*; Reptilia, Viperidae) in Mainland China // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 44, № 3. P. 942 – 952.
- Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. 1989. Molecular cloning: A laboratory Manual. New York: Cold Spring Harbor. 381 p.
- Sanger F., Nicklen S., Coulson A.R. 1977. DNA Sequencing with Chain-Termination Inhibitors // Proc. of the National Academy of Sciences USA. Vol. 74. P. 5436 – 5467.
- Tamura K., Dudley J.L., Nei M., Kumar S. 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) Software Version 4.0 // Molecular Biology and Evolution. Vol. 24, № 8. P. 1596 – 1599.
- Ursenbacher S., Conelli A., Golay P., Monney J., Zuffi M.A., Thiery G., Durand T., Fumagalli L. 2006. Phylogeography of the asp viper (*Vipera aspis*) in the Alps // Molecular Biology and Evolution. Vol. 23, № 12. P. 2400 – 2410.

pera aspis) inferred from mitochondrial DNA sequence data: Evidence for multiple Mediterranean

refugial areas // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 38, № 2. P. 546–552.

GENETIC CHARACTERISTICS OF *VIPERA RENARDI* (REPTILIA: VIPERIDAE) POPULATIONS IN THE LOWER-VOLGA REGION AND ADJACENT TERRITORIES FROM SEQUENCING OF MITOCHONDRIAL GENES OF CYTOCHROME *b* AND *c*, NADN-DEHYDROGENASE AND 12S RIBOSOMIC RNA

E.V. Zavialov¹, R.V. Yefimov¹, V.G. Tabachishin², and O.A. Pomazenko¹

¹ Chernyshevsky Saratov State University
83 Astrakhanskaya Str., Saratov 410012, Russia
E-mail: biofac@sgu.ru

² Saratov branch of Severtsov Institute of problems of ecology and evolution,
Russian Academy of Sciences
24 Rabochaya Str., Saratov 410028, Russia
E-mail: tabachishinvg@sevin.ru

Genetic distinctions of viper snakes in the Volga region and other regions of Russian Federation are considered on the basis of molecular analysis. The examined specimens from the *Vipera* genus were divided into three clusters by comparison of their nucleotide sequences 12S rRNA. The first one is formed by the *Vipera nikolskii* specimens from the Saratov region. The second one is generated by the *V. berus* specimens from the Penza region. *V. renardi* forms a separate cluster. It differs from the Saratov region vipers by 25 p.n., of which 19 are presented as transitions and 6 ones are transversions. It differs from the Penza region vipers by 24 p.n., of which 19 are presented as transitions and 5 are transversions. In the examined fragment of the 12S rRNA gene in *V. renardi* a deletion was found out of a 2 p.n. size, absent in the two first groups. It is necessary to note that the nucleotide sequence of *V. renardi* from the extreme southeast of the Saratov Trans-Volga region differs by 5 nucleotides from the other steppe vipers from the Northern Saratov Right-Volga-bank and Volgograd regions. In all the comparisons, *V. renardi* forms a separate cluster. It was practically at an equal distance from both *V. nikolskii* and *V. berus*. The obtained information is considered by us as a basis for further research on the problem.

Key words: *Vipera*, *Vipera renardi*, *Vipera nikolskii*, *Vipera berus*, nucleotide sequence, genetic distance.

УДК 598.115.33 (477.75)

**VIPERA RENARDI PUZANOVI SSP. NOV. (REPTILIA, SERPENTES, VIPERIDAE) –
НОВЫЙ ПОДВИД СТЕПНОЙ ГАДЮКИ ИЗ ГОРНОГО КРЫМА****О.В. Кукушкин**

*Карадагский природный заповедник НАН Украины
Украина, АР Крым, 98188, Феодосия, пгт. Курортное, Науки, 24
E-mail: vipera_kuk@pochta.ru*

Поступила в редакцию 10.04.2009 г.

Приводится описание нового подвида степной гадюки (*Vipera renardi puzanovi*) из Горного Крыма (типовая территория: горный массив Чатырдаг). В сравнении с типичной *V. r. renardi* из популяций северного Крыма и материковой Украины *V. r. puzanovi* характеризуется меньшими размерами, олигомеризованным фolidозом и некоторыми особенностями щиткования головы и окраски тела и демонстрирует конвергентное сходство с родственными горными таксонами, населяющими Кавказ и Центральную Азию. Голотип (№ 24/1) хранится в герпетологических фондах Зоомузея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины. Характерными станциями гадюки Пузанова являются каменистые склоны ущелий с кустарниковой или фриганоидной растительностью и островками лесо-шибляковых зарослей, томилляры и горно-луговые степи окраин яйлинских плато на высотах от 500 до 1000 м н. у. м. Обсуждается гипотеза неоднократной колонизации степной гадюкой Крымского полуострова. Вероятно, заселение территории Крыма *V. renardi* происходило, по крайней мере, дважды: на рубеже среднего и верхнего неоплейстоцена (в конце днепровского оледенения – начале микулинского межледникового) и в «ксеротермическую» эпоху голоцена. Предполагается, что ведущая роль в формировании эндемичного подвида принадлежит изоляции крымского участка ареала *V. renardi* в эпохи максимальных похолоданий и межледниковых трансгрессий Черноморского бассейна.

Ключевые слова: степная гадюка, морфология, *Vipera renardi puzanovi* ssp. nov., Крымские горы, плейстоцен, голоцен.

ВВЕДЕНИЕ

Степная гадюка, *Vipera renardi* (Christoph, 1861) – широко распространенный в центральной Евразии (от Правобережья Днепра до предгорий Тянь-Шаня) вид комплекса «*Vipera ursinii*» (Nilson, Andrén, 2001). В последнее десятилетие сложилось представление о его политипичности. Подвидовой статус присвоен периферическим популяциям, занимающим крайние восточную и северную части видового ареала. Из Северо-Западного Китая описан подвид *V. r. parursinii*, из Средней Азии и Южного Казахстана – *V. r. tienshanica* (Nilson, Andrén, 2001), из Южного Татарстана – *V. r. bashkirovi* Garanin, Pavlov et Bakiev, 2004 (Бакиев и др., 2004). Аналогичная картина – существование на периферии ареала широко распространено-

го вида близкородственных узкоареальных форм, населяющих нехарактерные для вида в целом биотопы, – отмечена также для некоторых других видов гадюк и является типичным примером аллопатрического видообразования (Майр, 1947; Tuniyev, Ostrovskikh, 2001; Brito et al., 2006).

Систематика *V. renardi* на сегодняшний день разработана недостаточно. Так, не установлен окончательно таксономический статус «алтайской» формы степной гадюки, не выявлены взаимоотношения «западной» и «восточной» равнинных форм, населяющих соответственно европейскую и большую часть азиатской частей видового ареала (Nilson, Andrén, 2001). Отмечалось также морфогенетическое своеобразие популяции острова Орлов в Черном море (Kotenko et al.,

1999). Весьма оригинальная популяция населяет Северо-Западный Кавказ (Островских, 2004, 2006). Несомненно, должна быть вынесена на обсуждение видовая принадлежность популяций, населяющих юго-восточные склоны Большого Кавказа в Азербайджане (Ведмедеря и др., 2007; неопубл. данные О.В. Кукушкина и А.И. Зиненко).

В Крыму степная гадюка обитает близ южной и западной границ ареала и населяет почти всю равнину (кроме наиболее засушливых участков побережий Керченского и Тарханкутского полуостровов), центральное и восточное предгорье и северный макросклон Главного хребта (Щербак, 1966; Кармышев, 1999; Кукушкин, 2004 а). В Горном Крыму *V. renardi* была обнаружена менее столетия тому назад. А.М. Никольский (1891, с. 424) сообщал, что гадюка (в его понимании, обыкновенная – *V. berus* (Linnaeus, 1758)) «встречается в степной части Крыма; в горы и на южный берег, по-видимому, не заходит... Единственное указание о существовании гадюки в горах Крыма принадлежит Габлицю¹, по словам которого, эта змея изредка встречается в горных местах полуострова. По всей видимости, однако, Габлиць имел в виду предгорья». А.А. Браунер (1904) среди прочих актуальных задач крымской герпетологии указывал задачи проведения поисков степной гадюки на северном склоне гор и яйле и определения ее видовой принадлежности. Его точка зрения о балканском (в противовес кавказскому) пути формирования герпетофауны Крыма основывалась, в частности, на предположении об отсутствии степной гадюки на яйле (Браунер, 1905). Первое упоминание о находке степной гадюки в зоне Главного хребта относится к первой трети XX столетия. Змея была встречена 20.05.1928 г. в Крымском заповеднике на остепненной вершине горы Голый Шпиль (835.5 м н. у. м) к западу от хребта Чатырдаг: «До сих пор считалось твердо установленным, что в Крыму степная гадюка, в общем, не переходит меловой гряды, хотя отдельные экземпляры ее доходят до деревни

¹К.И. Габлиц (1785).

Саблы². Нахождение ее на безлесной вершине, на которую она при современных условиях могла пробраться только через лес, довольно загадочно и несколько напоминает распространение степной гадюки на Северном Кавказе, где она, помимо степи, встречается на безлесных вершинах гор» (Пузанов, 1931, с. 34).

В монографии Н.Н. Щербака (1966, с. 215, карта 72), помимо упомянутых выше находок, приводятся сведения о встречах гадюки близ Старого Крыма, на северных склонах яйлы Караби и в зоне Главного хребта над Алуштой. В процессе наших исследований 1995 – 2007 гг. выявлен ряд новых точек обитания вида, в том числе на яйле (Кукушкин, 2004 а, 2007; Котенко, Кукушкин, 2008).

Морфологическая изменчивость крымских популяций *V. renardi* стала предметом детального рассмотрения лишь в последнее десятилетие, однако еще Н.Н. Щербак (1966) отмечал, что некоторые крымские особи в сравнении со змеями из популяций, обитающих восточнее (в настоящее время относимых не только к *V. r. renardi*, но и к *V. r. tienshanica*), имеют меньшее количество брюшных щитков. Впоследствии эта точка зрения нашла подтверждение: средние значения данного признака в Крыму (особенно в южной его части) заметно меньше, нежели в большинстве изученных европейских популяций, за исключением Ставропольского края (Тертышников, Высотин, 1987; Кармышев, 1999, 2001; Табачишина и др., 2002; Тертышников, 2002; Ждокова, 2003; Островских, 2004, 2006; Kukushkin, Zinenko, 2006). Впрочем, характер изменчивости некоторых диагностических признаков фolidоза заставляет предполагать, что в выборку из Ставрополья, помимо *V. renardi*, были включены особи эндемичных кавказских видов комплексов «*V. ursinii*» и «*V. kaznakovi*». В

²Саблы (= Орта-Сабла) – совр. с. Партизанское близ южной границы Симферопольского района (~ 44°50'N, 34°02'E). Первое указание на находку *Vipera renardi* Christ. (sic!) «в лесу у Саблов» содержится в отчете С. Мокржецкого и Ф. Дойча (1916).

пользу этого предположения недвусмысленно свидетельствуют приведенные М.Ф. Тертышниковым и А.Г. Высотиным (1987) данные о распространении «*V. ursinii renardi*» в высокогорье Главного Кавказского хребта – в легенде к карте указаны локалитеты *V. lotievi* Nilson, Tuniyev, Orlov, Höggren et Andrén, 1995 и *V. dinniki* Nikolsky, 1913 (Orlov, Tuniyev, 1990; Nilson et al., 1995).

В настоящее время морфология *V. renardi* в Крыму изучена весьма подробно, результатом чего явилось установление многочисленных достоверных отличий между популяциями горной и равнинной частей полуострова (Кукушкин, 2004 а, б, 2005 а, б; Ku-kushkin, 2003; Kukushkin, Zinenko, 2006). Однако вопрос о пересмотре таксономического статуса горных популяций до сих пор поднимался в немногих работах (Кукушкин, 2005 а; Kukushkin, Zinenko, 2006). Эколого-морфологическое своеобразие горно-крымской популяции *V. renardi*, наряду с ее крайним положением в пределах ареала вида, по нашему мнению, позволяет придать ей ранг подвида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В 1992 – 2007 гг. автором было изучено свыше 2000 особей *V. renardi* из южной Украины (преимущественно из Крыма). При описании внешней морфологии змей за основу была взята схема В.И. Ведмедери (1989), дополненная рядом признаков из других источников (Островских, 2004; Nilson, Andrén, 2001) и несколько модифицированная. Список признаков приводится ниже.

Промеры, мм: *L.* – длина тела; *L. cd.* – длина хвоста; *L. tot.* – общая длина; *L. cap.* – длина головы от кончика морды до заднего края последнего верхнегубного щитка; *L. pil.* – длина пилеуса (от заднего края теменных до шва между апикальным и межчелюстным щитками); *Lt. cap. max.* – наибольшая ширина головы; *Lt. cap. oc.* – ширина головы на уровне центров глаз; *H. oc.* – вертикальный диаметр глаза; *L. ol.* – расстояние от орбиты до края рта; *L. fr.* – длина лобного щитка; *Lt. fr.* – наибольшая ширина лобного

щитка; *L. par.* – длина теменного щитка; *Lt. 2 par.* – наибольшая ширина двух теменных щитков; *H. imx.* – высота межчелюстного щитка; *Lt. imx.* – ширина межчелюстного щитка. Длина тела взрослых змей измерялась рулеткой с точностью до 5 мм. Прочие промеры снимались штангенциркулем с погрешностью 0.05 мм. При сравнении популяций по пропорциям тела использовали ряд индексов на основе данных промеров.

Фолидоз: а) меристические признаки: *Preventr.* – количество превентральных щитков; *Ventr.* – брюшных щитков; *Gul.** – горловых чешуй (считая II нижнечелюстной щиток); *S. cd.* – соприкасающихся пар подхвостовых щитков; *Sq.* – чешуй вокруг середины тела; *Sq. an.* – чешуй вокруг тела на расстоянии длины головы от клоаки; *V. sr.* – номер брюшного щитка, соответствующего редукции числа туловищных чешуй от 21 до 19; *Apicale* – апикальных щитков; *S. ic.* – интеркантальных; *S. pf.* – парафронтальных (сумма щитков с обеих сторон головы); *Lab.** – верхнегубных; *Sub.** – нижнегубных; *S. orb.** – щитков вокруг глаза; *Lor.** – скуловых; *Inf.** – нижнегубных, контактирующих с первым нижнечелюстным; б) альтернативные варианты щиткования: *S. cr* – наличие нерезких ребрышек на внешнем ряду туловищных чешуй; *A2* – апикальный щиток разделен; *Rpf*** – количество рядов парафронтальных щитков: [1] – 1 ряд; [2] – 2 ряда; [1, 5] – неполных 2 ряда; [0.5] – 1 неполный ряд (лобный и надглазничный соприкасаются); *ON [+]*** – наличие контакта верхнего предглазничного и носового щитков; *ON_1* – доля особей с касанием верхнего предглазничного и носового щитков хотя бы с одной стороны головы; *Pfr «3»* – комбинация трех предлобных щитков, характеризующаяся отсутствием контакта щитка, занимающего центральное положение, и интеркантальных второго ряда (либо апикального); *Fpr*** – фрагментация теменных щитков (наличие полных поперечных швов); *Kfp* – наличие интеркалярных щитков между лобным и теменными; *Fimx* – фрагментация межчелюстного щитка (полный поперечный шов или

«отщепление» гранулы в области контакта с апикальным). Условные обозначения: **sin.* + *dext.*/2; **состояние признака учитывалось с обеих сторон головы независимо (таким образом, $N = n \times 2$).

Окраска тела: *ZW* – количество изгибов зигзагообразной спинной полосы (от луковичеобразного краниального сегмента до корня хвоста); *DL* – количество рядов пятен на боках (1 ряд крупных или 2 ряда мелких, расположенных в шахматном порядке); *FZ* – фрагментация «зигзага» (хотя бы в одной точке); учитывались также особенности окраски спины, головы и вентральных поверхностей.

Полученные данные обрабатывали статистически (Лакин, 1980). Уровень отличий между выборками оценивали по критерию Стьюдента. Отличия считались достоверными при достижении порога доверительной вероятности $P < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Vipera renardi puzanovi SSP. NOV. – степная гадюка горно-крымская, или гадюка Пузанова

Vipera ursinii renardi – Щербак, 1966: 212 – 220 (part.)

Vipera ursinii renardi – Кармышев, 2001: 117 – 119 (part.)

Vipera renardi – Kukushkin, 2003: 91 (part.)

Vipera renardi – Кукушкин, 2004 а: 397 – 424 (part.)

Vipera renardi – Кукушкин, 2005 а: 148 – 153

Vipera renardi – Kukushkin, Zinenko, 2006: 61 – 66

Vipera renardi – Кукушкин, 2007: 256 – 266, Figs 35 – 37.

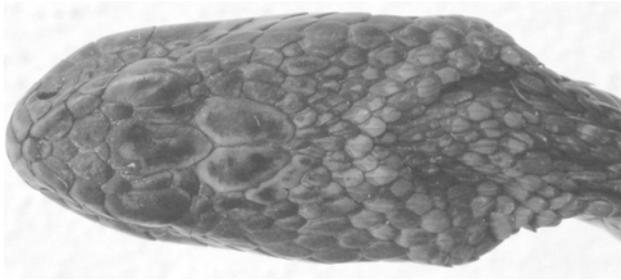
Этимология. Подвид назван в честь профессора Таврического университета и Крымского пединститута И.И. Пузанова (1885 – 1971) – выдающегося русского зоолога и популяризатора науки, внесшего весомый вклад в изучение фауны Крыма.

Диагноз. Средней величины щитковая гадюка общей длиной менее 600 мм. Вокруг середины тела обычно 21 чешуя. Брюшных щитков не более 140. Среднее количество верхнегубных щитков и чешуй во-

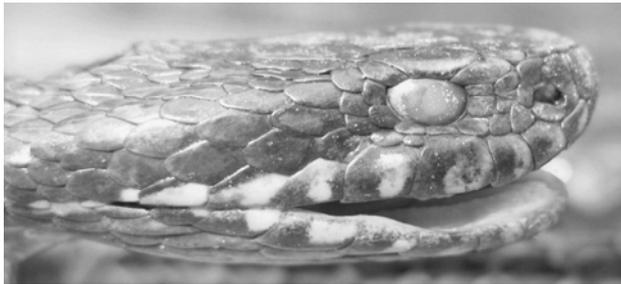
круг глаза меньше 9, интеркантальных и скуловых – незначительно больше 4; сумма интеркантальных и парафронтальных в среднем менее 10. Лобный и теменные щитки крупные, обычно цельные. Глаз отделен от IV верхнегубного щитка одним рядом мелких щитков, как и лобный от надглазничных. У 1/3 особей наблюдается комбинация предлобных *Pfr* «3». Контакт верхнего предглазничного и носового щитков отсутствует более чем в половине случаев. Часто наблюдается дробление апикального и межчелюстного щитков. Зигзагообразная полоса обычно без разрывов. На боках обычно 1 ряд крупных слабо различимых пятен. Брюхо никогда не бывает черным. Значение индекса межчелюстного щитка в среднем больше 1.1. Кончик морды заметно приострен.

Голотип. Зоомузей ННПМ НАНУ №24/1, ad. ♀, 26.07.1997, Крым, Симферопольский р-н, окрестности пгт. Перевальное, северные склоны хр. Чатырдаг, Орлиное ущелье (= урочище Тую) (~ 44°48' N, 34°18' E), leg. О. Кукушкин (рис. 1). Экземпляр сперва зафиксирован в формалине, затем переведен в этанол.

Морфологическое описание. *L. tot.* – 595 мм; *L.* – 541 мм; *L. cd.* – 54 мм; *L./L. cd.* – 10.02; *L./L. cap.* – 23.5; *L. cap./Lt. cap. max.* – 1.61; *L. cap./L. pil.* – 1.77; *L. pil./Lt. cap. oc.* – 1.51; *L. fr./Lt. fr.* – 1.73; *L. par./Lt. 2 par.* – 0.94; *L. fr./L. par.* – 1.02; *Lt. fr./Lt. 2 par.* – 0.56; *H. imx./Lt. imx.* – 1.15; *H. oc./L. ol.* – 0.77; *Sq.* – 21 (внешний ряд чешуй гладкий); *Sq. an.* – 17; *Gul.* – 4/4; *Inf.* – 4/4; *Preventr.* – 3; *Ventr.* – 134; *Ventr. + Preventr.* – 137; *S. cd.* – 24; *Ventr. + Preventr./S. cd.* [$\times 100$] – 571; *Apicale* – 1; *S. ic.* – 4; *Pfr.* «3»; *S. pf.* – 5 (3/2); *Rsf* [1/1]; *S. orb.* – 8/9; *Lab.* – 9/9; *Sub.* – 11/9; *Lor.* – 5/4; *ON* [+/+] (точечные швы); лобный и теменные щитки крупные, цельные. Прижизненная окраска: фон спины – серо-коричневый; бока оливково-бурые; *DL* – 1 (слабо заметны); *ZW* – 58; зигзагообразная полоса без разрывов, ее латеральный край сильно изрезан на всем протяжении; брюхо в передней трети тела розовато-серое с мелкими черными и коричневыми пестринами, далее – буровато-серое; кончик хвоста снизу грязно-желтый.



а



б



в



г

Рис. 1. Голотип *V. r. ruzanovi* (♀): а – щиткование головы сверху, б – щиткование головы слева, в – щиткование головы справа, г – общий вид снизу. Фото Н.М. Ковблюка

Паратипы³. 14 экземпляров (7 ♂♂, 7 ♀♀). Зоомузей ННПМ НАНУ № 884/ 2299, окр. с. Генеральское, Алуштинский горсовет (?), 6.05.1960, leg. – ?; № 25/1, кромка нижнего плато Чатырдагской яйлы, окр. пгт. Перевальное, 20.05.2007, ad. ♀, leg. О. Кукушкин, А. Цвелых; № 26/1, Орлиное ущелье, хр. Чатырдаг, 26.07.1997, ad. ♀, leg. О. Кукушкин (рис. 2 а, б); № 26/2, там же, 9.08.2005, ad. ♂, leg. О. Кукушкин (рис. 2, в); № 26/3, там же, 9.09.2005, semiad ♀, leg. О. Кукушкин (рис. 2, г); № 27/1, там же, 8.05.1996, ad. ♂, leg. О. Кукушкин (рис. 2 д, е); № 28/1, окр. с. Переваловка, граница Судакского и Кировского р-нов, 29.09.2007, leg. Л. Знаменская, О. Кукушкин; № 29/1, черта пос. Терскунда (биобаза Таврического национального университета), Симферопольский р-н, ad. ♂ (родился в неволе в сентябре 1991, пал 20.06.1995), leg. И. Ломакин, О. Кукушкин (рис. 2 ж, з); № 30/1, Орлиное ущелье, хр. Чатырдаг, 11.05.1997, ad. ♂, leg. О. Кукушкин; № 30/2, урочище Ишачья тропа, хр. Чатырдаг, 1.06.1995, ad. ♀, leg. О. Кукушкин; № 30/3, там же, 1.06.1995, juv. ♀, leg. О. Кукушкин; № 30/4, там же, 10.07.1995, juv. ♂, leg. О. Кукушкин; № 31/1, между с. Краснолесье и с. Доброе, Симферопольский р-н, 21.09.1997, ad. ♀ (голова), leg. О. Кукушкин; № 31/2, там же, 21.09.1997, ad. ♂ (голова), leg. О. Кукушкин.

Описание типовой серии (без № 24/1) *V. r. ruzanovi* ssp. nov. (lim.; $X \pm S_x$): L. ♂♂ – 195 – 377 мм (346 ± 2.71), ♀♀ – 183 – 543 мм (339 ± 4.93); L. cd. ♂♂ – 29 – 63 мм (51.6 ± 4.26), ♀♀ – 21 – 52 мм (35.1 ± 1.13); L./L. cd. ♂♂ – 5.95 – 8.04 (6.74 ± 0.24), ♀♀ – 8.71 – 10.44 (9.52 ± 0.28); L./L. cap. ♂♂ – 17.4 – 22.8

³Крайний восток Главной гряды, по нашим представлениям, населен *V. r. ruzanovi*, однако, ввиду неконкретности указания локалитета в число паратипов не были включены 4 особи (ННПМ НАНУ) из окрестностей Старого Крыма, лежащего на границе гор и равнины (Доценко, 2003). В типовую серию не вошли также 24 сеголетки из пометов 3 самок из центральной части Главной гряды, родившиеся в неволе в 1997 г. (Зоомузей ННПМ НАНУ: № 3004, Leg. О. Кукушкин).

VIPERA RENARDI PUZANOVI SSP. NOV. (REPTILIA, SERPENTES, VIPERIDAE)

(20.9±0.68), ♀♀ – 16.3 – 26.4 (21.4±1.47); *Preventr.* ♂♂ – 2 – 3 (2.14±0.14), ♀♀ – 1 – 2 (1.71±0.18); *Ventr.* ♂♂ – 134 – 139 (136.3±0.78), ♀♀ – 134 – 140 (137.6±0.78); *S. cd.* ♂♂ – 30 – 35 (33.3±0.64), ♀♀ – 24 – 27 (26.1±0.46); *Gul.* ♂♂ – 4 – 5 (4.43±0.17), ♀♀ – 4 – 6 (4.64±0.36); *Sq.* ♂♂ – 20 – 21 (20.71±0.18), ♀♀ – 21 – 22 (21.14±0.14); *V. sr.* ♂ (n = 1) – 89; *S. ic.* ♂♂ – 4 – 7 (4.57±0.43), ♀♀ – 2 – 7 (4.14±0.60); *S. pf.* ♂♂ – 3 – 10 (5.57±0.84), ♀♀ – 2 – 8 (5.43±0.81); *S. orb.* ♂♂ – 8 (min. 7) – 10 (8.71±0.31), ♀♀ – 8 – 9.5 (8.79±0.18); *Lab.* ♂♂ – 8 – 9 (8.64±0.18), ♀♀ – 8 – 9.5 (8.79±0.18); *Sub.* ♂♂ – 9.5 – 10.5 (9.93±0.13), ♀♀ – 8.5 (min. 7) – 10.5 (9.79±0.24); *Lor.* ♂♂ – 3.5 – 7 (4.86±0.40), ♀♀ – 2 – 5.5 (4.29±0.44); *ZW* ♂♂ (n = 5) – 56 – 66 (60.8±2.15), ♀♀ – 57 – 65 (59.5±1.15); *DL* (♂♂ + ♀♀) – 1 – 2 (1.14±0.14); *FZ* ♂♂ – 28.6%, ♀♀ – 0; *S. cr.* ♂♂ – 28.6%, ♀♀ – 0; *A2* (♂♂ + ♀♀) – 28.6%; *ON* [+] (♂♂ + ♀♀) – 42.9%; *Pfr* «3» (♂♂ + ♀♀) – 35.7%; *Fpr* (♂♂ + ♀♀) – 0%; *Kfp* (♂♂ + ♀♀) – 7.1%; *Fimx* ♂♂ – 28.6%, ♀♀ – 0; у некоторых особей носомежчелюстные щитки соприкасаются точечным швом на передней поверхности морды над межчелюстным щитком (рис. 2, а); лобный щиток крупный, часто почти треугольной формы; парафронтальные щитки нередко очень узкие – палочко-видной формы. Особенности окраски: «зигзаг» коричневый или бурый; его края, как правило, сильно изрезаны, однако у отдельных молодых самок из низкогогорья, не вошедших в число паратипов, края «зигзага» на участках большой протяженности сглажены и представляют собой слабоволнистую линию, как у некоторых особей *V. lotievi* (Nilson

et al., 1993); фон спины палево- или желтовато-коричневый, тусклый пепельно-серый (никогда не бывает очень светлым серым,

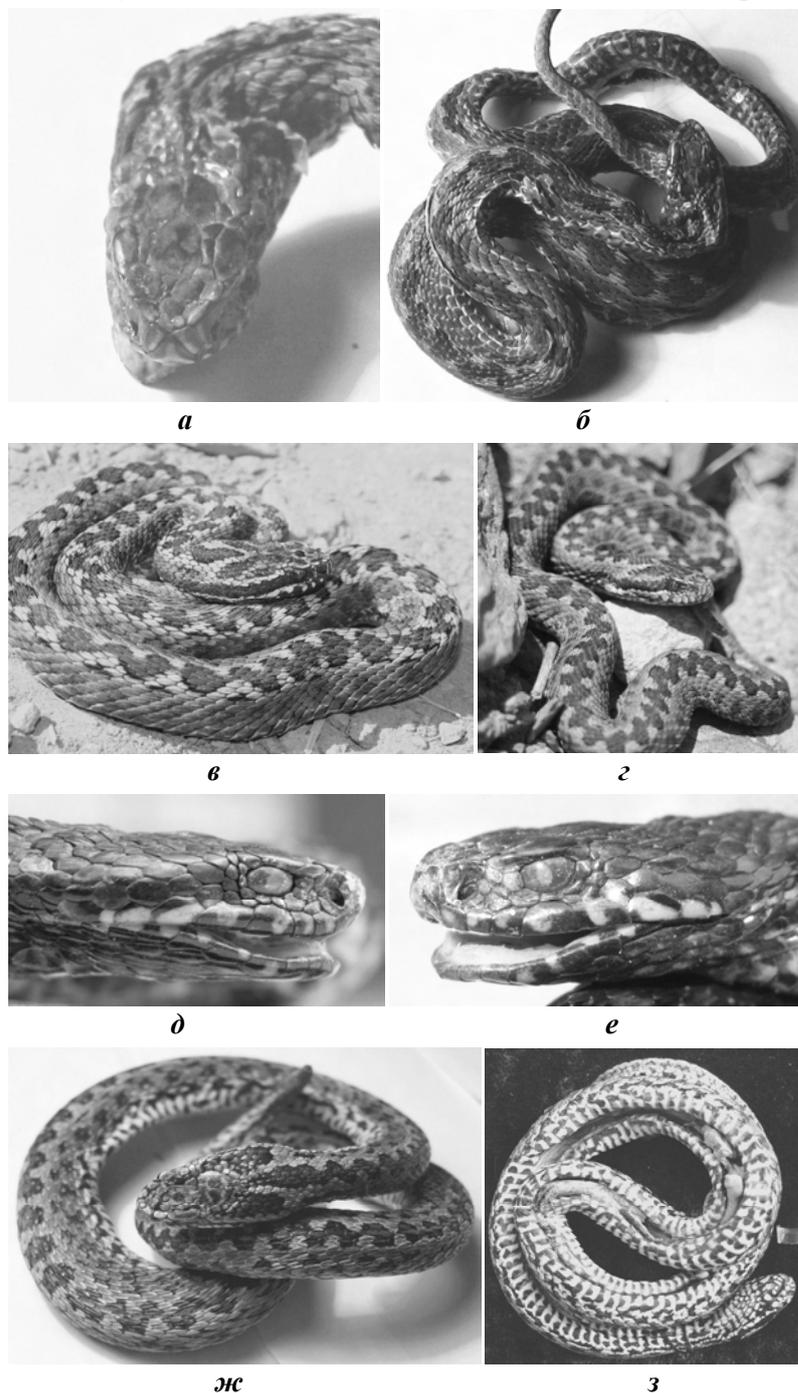


Рис. 2. Паратипы *V. r. puzanovi*: а – Чатырдаг (♀), голова, вид спереди; б – Чатырдаг (♀), общий вид; в – Чатырдаг (♂), общий вид; г – Чатырдаг (semiad. ♀), общий вид; д – Чатырдаг (♂), голова, вид слева; е – Чатырдаг (♂), голова, вид справа; ж – Терскунда (♂), общий вид; з – Терскунда (♂), вид снизу. Фото О.В. Кукушкина (а, б, ж), В.С. Марченко (в, г), Н.М. Ковблюда (д, е) и В.И. Радченко (з)

как у особей на равнине); бока более темные (темно-серые или оливково-бурые); пятна на боках часто едва заметны; брюхо светлее, чем в большинстве равнинных популяций: розовато- или грязно-бурое с черными и серо-коричневыми пятнами, редко черно-белое (рис. 2, з) или почти белое; горло розовато-белое, редко черно-белое; швы между верхнегубными щитками серо-коричневые; нижняя поверхность хвоста розовато-серая или серо-оливковая, его кончик охряно-, грязно- или зеленовато-желтый; у некоторых особей отмечены уникальные для Крыма варианты окраски головы: редукция внутренней ветви V-образного светлого рисунка до небольших точек и (или) очень широкие (шириной до 3 чешуй, против 1 – 2 в норме) светлые заглазничные полосы. Верхняя площадка морды плоская или слабо-выпуклая и никогда не

бывает резко вогнутой, как у многих особей на равнине. Ноздря прорезает нижнюю часть носового щитка, реже смещена к центру.

Морфологическую изменчивость *V. r. puzanovi* более полно характеризуют данные табл. 1. Из приведенного следует, что у гадюки Пузанова выражен половой диморфизм по размерам тела, абсолютной и относительной длинам хвоста, относительному диаметру глаза, количеству подхвостовых щитков (и индексу *Ventr. + Preventr. / S. cd.*) и рядов парафронтальных щитков (отличия достоверны). Половые отличия формы «зигзага», ясно выраженные в большинстве равнинных популяций Крыма (Кукушкин, 2004, б) (рис. 3), для гадюки Пузанова не характерны, однако, как и везде, фрагментация «зигзага» достоверно чаще отмечается у самцов.

Распространение. Населяет гумидные районы северного макросклона Крымских гор, местами выходя на яйлу (рис. 4). Климат типового местообитания характеризуется высокими величинами инсоляции, прохладным влажным летом и снежной зимой с отрицательными среднемесячными температурами; годовая сумма осадков с высотой увеличивается от 600 до 900 мм (Важов, 1983; Душевский, Шутов, 1987).

Стации и количественные данные. Подробное описание стаций *V. renardi* в Горном Крыму приводится в работах автора (Кукушкин, 2004 а, 2007; Котенко, Кукушкин, 2008; Kukushkin, Zinenko, 2006; Kukushkin, 2007). В типовом местообитании *V. r. puzanovi* населяет среднекрутые склоны с островками лесо-шибляковых зарослей и растительностью фриганоидного облика на обширных обнажениях и осыпях верхнеюрских известняков, поросшие густым кустарником карнизы хорошо обводненных ущелий, томилляры и типчаково-осочковые степи окраин яйлинских плато (рис. 5). Индикатором наличия гадюки в биотопе часто являются заросли таволги зверобоелистной (*Spiraea hypericifolia*). Предельная высота нахождение *V. r. puzanovi* едва не достигает 1100 м н. у. м., однако выше 900 м н. у. м. гадюка встречается очень редко.



а



б

Рис. 3. Крайние проявления полового диморфизма зигзагообразной полосы в крымских равнинных популяциях *V. renardi* (Сакский район, пересыпь озера Сасык): а – ♂; б – ♀. Фото С.В. Леонова

Таблица 1

Общестатистические показатели признаков *V. r. puzanovi* ssp. nov.

Признак; индекс	♂♂			♀♀		
	<i>n</i>	<i>lim.</i>	$\bar{X} \pm S_x$	<i>n</i>	<i>lim.</i>	$\bar{X} \pm S_x$
* <i>L. tot.</i> , мм ^I	7	396 – 499	437±1.54	6	352 – 595	496±9.84
* <i>L.</i> , мм	7	344 – 441	381±1.43	6	319 – 543	451±3.70
* <i>L. cd.</i> , мм ^{III}	7	46 – 63	55.7±2.03	6	33 – 54	45.2±3.22
<i>L./ L. cd. (ad. + semiad.)</i> ^I	10	5.76 – 8.04	6.71±0.22	8	8.41 – 10.44	9.72±0.22
* <i>L./ L. cap.</i>	7	20.0 – 23.9	21.8±1.31	6	20.3 – 26.4	23.7±0.92
* <i>L. cap./ Lt. cap. max</i>	10	1.35 – 1.61	1.45±0.04	8	1.10 – 1.61	1.42±0.06
* <i>L. cap./ L. pil.</i>	10	1.37 – 1.70	1.48±0.03	9	1.35 – 1.77	1.50±0.04
* <i>L. pil./ Lat. cap. oc.</i>	10	1.36 – 1.79	1.59±0.04	9	1.28 – 1.80	1.63±0.06
* <i>L. fr./ Lt. fr.</i>	9	1.17 – 1.69	1.54±0.05	10	1.30 – 1.73	1.59±0.04
* <i>L. par./ Lt. 2 par.</i>	10	0.90 – 1.32	0.99±0.05	10	0.86 – 1.06	0.96±0.02
* <i>L. fr./ L. par.</i>	12	0.78 – 1.28	1.05±0.04	9	0.89 – 1.38	1.05±0.05
* <i>L. fr./ Lt. 2 par.</i>	9	0.60 – 0.77	0.67±0.02	10	0.53 – 0.82	0.64±0.03
* <i>H. oc./ L. ol.</i> ^{III}	7	0.74 – 1.13	0.97±0.05	8	0.71 – 0.95	0.83±0.04
* <i>H. imx./ Lt. imx.</i>	9	1.00 – 1.38	1.11±0.04	9	1.04 – 1.15	1.12±0.03
<i>Preventr.</i>	10	2 – 3	2.1±0.10	10	1 – 3	1.9±0.18
<i>Ventr.</i>	10	134 – 138	136.0±0.58	10	134 – 140	137.5±0.70
<i>Ventr. + Preventr.</i> ^{III}	36	135 – 141	138.8±0.39	28	136 – 144	140.1±0.44
<i>S. cd.</i> ^I	36	30 – 38	34.6±0.25	28	24 – 29	26.1±0.27
<i>Ventr. + Preventr./ S. cd. [× 100]</i> ^I	36	368 – 457	403±2.83	28	488 – 588	539±5.25
<i>Gul.</i>	35	2.5 – 6	4.33±0.13	27	2 – 6	4.22±0.18
<i>Inf.</i>	36	4	4.0±0.00	27	3 – 4,5	3.94±0.06
<i>Sq.</i>	28	19 – 21	20.86±0.09	28	21 – 22	21.04±0.04
<i>Sq. an.</i>	6	15 – 17	16.3±0.33	5	16 – 17	16.8±0.20
<i>S. ic.</i>	36	2 – 7	4.19±0.19	28	2 – 7	3.89±0.17
<i>S. pf.</i>	36	2 – 10	4.97±0.28	28	2 – 11	5.50±0.43
<i>S. orb.</i>	36	7.5 – 10	8.56±0.11	28	8 – 9,5	8.63±0.09
<i>Lab.</i>	36	8 – 9	8.72±0.06	26	8 – 9	8.75±0.08
<i>Sub.</i>	32	9.5 – 11	10.20±0.07	26	8.5 – 11.5	10.14±0.11
<i>Lor.</i>	36	2 – 7	4.06±0.18	28	2 – 5.5	4.23±0.17
<i>ZW</i>	29	50 – 66	59.6±0.78	24	52 – 65	58.4±0.72
<i>DL</i>	35	1 – 2	1.23±0.07	28	1 – 2	1.33±0.09
Альтернативные варианты щиткования и окраски тела	$P \pm S_p, \% (n)$					
<i>Rpf</i> (N)	[0,5] [1] ^{II} [1,5] ^{II}	72	♂♂ 8.3±3.25 77.8±4.90 13.9±4.08	56	♀♀ 10.7±4.13 51.8±6.68 37.5±6.47	
<i>Pfr</i> «3» (n)		36	36.1±8.01	28	21.4±7.75	
<i>Fpr</i> (N)		68	0	58	6.9±3.33	
<i>Kfp</i> (n)		36	11.1±5.24	28	14.3±6.62	
<i>A 2</i> (n)		36	16.7±6.22	27	14.8±6.83	
<i>ON</i> [+] ^(N)		72	43.1±5.84	54	57.4±6.73	
<i>ON 1</i> (n)		36	52.8±8.32	27	74.1±8.43	
<i>Fimx</i> (n) ^{III}		36	16.7±6.22	28	0	
<i>S. cr.</i> (n)		36	19.4±6.59	28	7.1±4.85	
<i>FZ</i> (n) ^I		37	29.7±7.51	28	0	

Примечание. Отличия между полами достоверны при: $P < 0.001$ (I), $P < 0.01$ (II), $P < 0.05$ (III); *ad. ($L. \geq 300$ мм).

Плотность популяций *V. renardi* на склонах Чатырдага в оптимальных биотопах варьирует обычно от 0.1 до 3 особей / 1 га, локально может достигать 9 – 10 разновозрастных особей / га. В низкогорье центральной части Главной гряды по окраинам лес-

ных массивов местами учитывали до 2 – 3 особей / 50 – 200 м маршрута.

V. renardi внесена в Красную книгу Украины (1994) в категории уязвимых видов (II). В проекте третьего издания национальной Красной книги прежний охранный ста-



Рис. 4. Распространение *V. r. puzanovi* ssp. nov. и *Lacerta agilis tauridica* Suchow, 1927 (¹Кукушкин, 2004 а; ²Котенко, Кукушкин, 2008; ³неопубл. данные автора; во всех остальных случаях источник указан в скобках): **Бахчисарайский р-н:** 1 – окр. с. Соколиное, гора Куртлер-Богаз (~ 44°32'N; 33°56'E)¹; 2 – между с. Прохладное и с. Машино³; 3 – гора Голый Шпиль (Пузанов, 1931); **Симферопольский р-н:** 4 – с. Орта-Сабла (Мокржецкий, Дойч, 1916); 5 – окр. с. Кизилровка²; 6 – с. Тотайкой (ныне с. Ферсманово) (Никольский, 1891); 7 – окр. с. Лозовое¹; 8 – окр. с. Андрусово²; 9 – окр. с. Дружное, ущелье р. Малый Салгир¹; 10 – окр. с. Доброе¹; 11 – окр. с. Краснолесье¹; 12 – окр. пос. Терскунда¹; 13 – гора Гапка²; 14 – с. Заречное¹; 15 – окр. с. Мраморное¹; 16 – Долгоруковская яйла¹; 17 – окр. с. Перевальное¹; 18 – гора Таз-Тау и побережье Аянского вдхр.¹; 19 – северные склоны Чатырдага: Орлиное ущелье, урочища Ишачья тропа и Скальное, плато Куртбаир¹; 20 – нижнее плато Чатырдага, КСС²; 21 – урочище Чумнох³; 22 – окрестности пещеры Монашья (Е.В. Беднарская, личн. сообщ.); 23 – 1 км к югу от пещеры Суук-Коба (подъем на верхнее плато Чатырдага) (И.С. Турбанов, личн. сообщ.); **Алуштинский горсовет:** 24 – окр. с. Генеральское (Щербак, 1966; Доценко, 2003); 25 – плато Караби, Эгиз-Тинахская балка (Е.В. Беднарская, личн. сообщ.); **Белогорский р-н:** 26 – долина р. Су-Ат¹; 27 – окр. с. Пчелиное, северные отроги хр. Кабарга (А.Н. Цвелых, личн. сообщ.); 28 – северные склоны яйлы Караби (Щербак, 1966); 29 – окр. с. Межгорье, гора Баксан²; 30 – окр. с. Тополевка, гора Кубалач²; **Кировский р-н:** 31 – окр. с. Переваловка³; 32 – окр. монастыря Сурб-Хач (~45°00'N, 35°04'E)¹; 33 – окр. Старого Крыма (Щербак, 1966). Даны координаты наиболее западной (и одновременно самой южной) и восточной точек находок. Римскими цифрами обозначены пункты находок *L. a. tauridica*; проведены юго-западная (I – III), южная (IV – VI) и восточная (VII – VIII) границы ее ареала: I – окр. с. Терновка (Свириденко, Кукушкин, 2005 а); II – Байдарская долина (Kalyabina-Hauf et al., 2004); III – г. Трапан-Баир (Свириденко, Кукушкин, 2005 а); IV – юго-восточные склоны яйлы Бабуган (Свириденко, Кукушкин, 2005 а, б); V – северные окрестности Алушты (Котенко, 2005); VI – окр. с. Лучистое (Щербак, 1966; Свириденко, Кукушкин, 2005 а; Котенко, 2005); VII – г. Большой Агармыш³; VIII – окр. пгт. Краснокаменка, седловина между горами Френк-Мезер и Сандык-Кая³. Стрелки указывают пути проникновения *L. agilis* в зону южного макросклона в центральной части Главной гряды (горные перевалы: КВ – Кебит-Богаз, АВ – Ангар-Богаз). Черный кружок отмечает расположение пещеры Эмине-Баир-Хосар

тус сохраняется (Котенко, Кукушкин, 2008). Как узкоареальная форма с низкой плотностью популяций *V. r. puzanovi* заслуживает

особой охраны. Угрозу благополучному существованию степной гадюки в Горном Крыму представляют коммерческий отлов,

уничтожение туристами и низовые пожары на склонах яйл. Для гарантированного сохранения гадюки Пузанова в типовом местообитании рекомендуется включить Орлиное ущелье в состав Крымского природного заповедника, граница которого проходит по нижнему плато Чатырдага двумя – тремя километрами южнее основного места распространения *V. r. puzanovi* на северных склонах горного массива.

Заметки по систематике. Наше первоначальное предположение о возможном родстве гадюк Горного Крыма и *V. (u.) moldavica* Nilson, Andr n et Joger, 1993, базирующееся на определенном сходстве их морфологии (см.: Nilson et al., 1993; Nilson, Andr n, 2001), не подтвердилось, и в настоящее время очевидно, что *V. r. puzanovi* морфологически и генетически наиболее близка к «западной» форме *V. r. renardi* (B. Halpern, A.I. Zinenko, personal comm.)⁴. Ее сходство по ряду признаков с центральноазиатскими таксонами (ssp. *tienshanica* и *parursinii*) и некоторыми близкородственными видами, населяющими, главным образом, Кавказский перешеек (*V. lotievi*, *V. erivanensis* (Reuss, 1933), *V. ebneri* Knoepffler et Sochurek, 1955), вероятно, объясняется формированием конвергентных адаптаций в условиях горного климата (Кукушкин, 2005 а; Nilson et al., 1994, 1995; Nilson, Andr n, 2001; Kukushkin, Zinenko, 2006) (табл. 2). Для пустынных и саванных гадюк рода *Echis* Merrem, 1820 показано, что изменчивость некоторых структур фолидоза имеет адаптивный характер и коррелирует с климатическими параметрами местообитаний (годовой амплитудой температур, увлажнением) (Черлин, 1983).

Отмечалось сходство морфологии крымских и предкавказских популяций

⁴Результаты анализа филогенетических отношений двух равнинных центральноевропейских форм комплекса «*V. ursinii*» (*V. (u.) racosiensis* M hely, 1893; *V. (u.) moldavica*) и *V. renardi* (включая горно-крымские популяции) с использованием молекулярных методов на сегодняшний день отражены лишь в тезисной форме (Halpern et al., 2007).



а



б

Рис. 5. Стации *V. r. puzanovi* в типовом местообитании: а – верхняя часть Орлиного ущелья Чатырдага (на заднем плане видна яйла Демерджи), б – нижняя часть Орлиного ущелья (на заднем плане – Долгоруковская яйла). Фото В.С. Марченко

V. renardi. Вывод Ю.В. Кармышева (1999) о существовании клинальной изменчивости в направлении Крым – Кавказ, основывающийся на результатах сравнения по немногим признакам фолидоза небольших выборок из Крыма с ранее опубликованным описанием *V. renardi* с Северного Кавказа (Nilson et al., 1995), трудно признать вполне корректным. В свою очередь, С.В. Островских (2001, 2004, 2006), производя сравнение степных гадюк Крыма и Кавказа, опирался на данные упомянутого выше исследователя как на единственно доступные. Тем не менее сопоставление репрезентативных выборок *V. renardi* из Крыма и юга Украины с приводящимися С.В. Островских детальными описаниями степной гадюки из Краснодарского края и Адыгеи, позволяет го-

Таблица 2

Сравнительная морфологическая характеристика подвидов *V. renardi* (включая формы с неясным таксономическим статусом) и близкородственных видов комплекса «*Vipera ursinii*» (♂♂/ ♀♀)

Среднее значение признака (индекса)	<i>V. renardi</i>						Близкие виды*			
	<i>tianshanica</i> **	<i>parursinii</i> **	«Altai-form»**	«East-renardi**	«West-renardi**	<i>bashkirovi</i> ***	<i>puzanovi</i> ssp. nov.	<i>lotievi</i> **	<i>ebneri</i> **	<i>erivanensis</i> **
<i>L. tot. max.</i> , мм	456/ 400	415/ 354	~ 400	~ 800 ¹	~ 800 ¹	710 (♂+♀)	499/ 595	468/ 600	428/ 438	447/ 501
<i>H. imx./ Lt. imx.</i>	1.05	1.03	1.05	1.04	1.04	?	1.12	1.11	1.18	1.23
<i>Preventr.</i>	2.40/ 1.75	2.33/ 2.20	2.20/ 2.16	2.15/ 2.16	1.54/ 2.50	?	2.10/ 1.90	2.50/ 2.33	2.0/ 1.75	1.92/ 2.09
<i>Ventr.</i>	135.7/ 137.5	133.9/ 137.6	144.8/ 147.7	143.4/ 146.4	140.5/ 143.2	144.4/ 147.9	136.0/ 137.5	140.5/ 141.2	128.5/ 131.3	136.4/ 138.5
<i>S. cd.</i>	34.4/ 27.8	32.7/ 25.7	36.0/ 27.3	34.3/ 27.5	34.9/ 26.8	32.3/ 25.8	34.6/ 26.1	35.2/ 25.6	30.4/ 23.4	35.0/ 26.7
<i>Sq.</i>	20.60/ 21.00	19.06/ 19.02	20.80/ 20.83	20.85/ 21.08	20.94/ 21.00	20.96/ 20.82	20.86/ 21.04	20.83/ 20.83	20.75/ 20.75	21.03/ 21.00
<i>Apicale</i>	1.05	1.00	1.00	1.06	1.03	Очень редко 2	1.16	1.00	1.26	1.26
<i>Lab.</i>	8.73/ 8.75	8.63/ 9.03	9.10/ 9.17	8.89/ 9.12	8.84/ 9.00	8.88/ 8.74	8.72/ 8.75	8.42/ 8.75	8.88/ 9.13	9.00/ 9.02
<i>Sub.</i>	10.11/ 10.50	9.67/ 9.63	9.50/ 9.88	10.04/ 10.28	10.19/ 10.04	9.14/ 9.05	10.20/ 10.14	10.42/ 9.96	10.13/ 10.13	10.02/ 9.91
<i>S. orb.</i>	9.60/ 10.13	10.00/ 10.07	9.30/ 9.67	9.62/ 10.00	9.11/ 8.85	9.82/ 9.53	8.56/ 8.63	9.50/ 8.88	8.81/ 8.88	9.67/ 8.93
<i>Lor.</i>	4.04/ 5.00	5.17/ 5.47	3.50/ 5.33	4.27/ 4.84	4.22/ 4.60	?	4.06/ 4.23	3.75/ 4.13	3.75/ 4.19	4.87/ 4.87
<i>S. ic. + S. pf.</i>	12.87/ 11.75	11.00/ 13.60	9.60/ 14.50	11.00/ 13.46	10.11/ 9.73	?	9.17/ 9.39	9.00/ 10.75	11.87/ 12.25	12.73/ 13.57
<i>Fpr.</i> , %	93.3	100.0	54.5	51.7	42.3	?	3.2	14.3	68.8	20.5
<i>ZW</i>	48.80/ 48.75	56.53/ 53.0	69.0/ 63.16	61.46/ 59.4	59.06/ 56.45	68.03 (♂+♀)	59.62/ 58.38	70.80/ 62.20	60.12/ 60.25	65.80/ 64.71
<i>ON_1</i> , %	80.7	96.8	57.1	82.8	76.9	Обычно имеется	61.9	78.6	62.5	22.7
Верхнегубные щитки светлые, %	6.7	0	62.5	0	0	Редко	0	71.4	100.0	46.5
Пятна на боках тела отсутствуют, %	6.7	3.3	0.0	10.7	0	У меланистов отсутствуют	0	28.6	12.5	38.6
Брюхо светлое, %	100.0	100.0	86.7	37.0	7.7	Иногда	15.0	78.6	71.8	71.8
Меланистический тип окраски, %	0	0	0	0	0	61.3 (♂) 48.2 (♀)	0	0 ²	0	0

Примечания. * U. Joger, O. Dely (2005) рассматривают эти формы в составе вида *V. renardi*, признавая также существование выделенных G. Nilson, C. Andr n (2001) центральноазиатских подвидов. ** По: Nilson, Andr n (2001); *** – по: Бакиев и др. (2004).

¹ Крупнейшие особи *V. renardi* известны с острова Орлов: *L. max.* ♂♂ – 695 мм, ♀♀ – 700 мм; *L. cd. max.* ♂♂ – 85 мм, ♀♀ – 68 мм (Котенко, 1989); общая длина, следовательно, достигает почти 800 мм (Котенко, Кукушкин, 2008).

² 25% выборки принадлежит к «bronze»-морфе.

ворить об их сходстве (табл. 3). У 77% особей из Западного Предкавказья верхний предглазничный щиток не касается носового хотя бы с одной стороны головы – весьма редкий признак в комплексе «*V. ursinii*» (Nilson et al., 1994; Nilson, Andr n, 2001), проявляющийся также в наиболее южных популяциях Крыма. Имеются и другие общие черты: пониженное в сравнении с большинством европейских популяций количество брюшных и верхнегубных щитков, повышенная доля особей с касанием лобного и надглазничного (5.7%), редкая фрагментация «зигзага», высокое значение индекса межчелюстного щитка. Не исключено, что сходство гадюк из соседних регионов обусловлено их генетической близостью. Косвенно это подтверждается родственными

связями других типичных «степняков», обитающих в Крыму и Предкавказье. Например, на основании морфологического сходства крымского и кавказского подвидов общественной полевки (*Microtus socialis* Pallas, 1771) предполагается их обособление в недавнем прошлом (Загороднюк, 1993). Впрочем, некоторые из перечисленных выше черт присущи популяциям *V. renardi*, географически весьма удаленным от Крыма. Так, у особей из Заволжья резко снижена частота контакта между носовым и предглазничным щитками (имеется у 1/3 особей), среднее количество верхнегубных меньше 9, а окраска брюха характеризуется как беловатая (Завьялов и др., 2001; Табачишина и др., 2002); в Калмыкии отмечены высокие значения индекса межчелюстного щитка (Ждокова, 2003).

От *V. renardi* из популяций Западного Присивашья и юга континентальной Украины, в полной мере соответствующей диагнозу *V. r. renardi*, змеи Горного Крыма отличаются меньшим количеством брюшных, верхнегубных, орбитальных, скуловых, парафронтальных⁵ и интеркантальных щитков, отсутствием удвоенного ряда щитков между глазом и верхнегубными щитками, меньшим максимальным количеством чешуй вокруг середины тела (особи с 23 – 24 чешуями отсутствуют), обычно цельными теменными щитками, повышенной частотой встречаемости некоторых редких в комплексе «*V. ursinii*» альтернативных вариантов щиткования (разделенные апикальный и межчелюстной, отсутствие контакта верхнего предглазничного и носового щитков, касание лобного и надглазничного, комбинация предлобных *Pfr* «3»), более светлым брюхом, яркой окраской и редкой фрагментацией «зигзага», обычно единственным рядом малозаметных пятен на боках, меньшими максимальными размерами тела, высоким значением индекса межчелюстного щитка, плоской верхней площадкой морды (Кукушкин, 2005 а, б; Kukushkin, Zinenko, 2006) (см. табл. 1, 3). Отмеченные у *V. r. puzanovi* состояния большинства перечисленных признаков рассматриваются как архаичные (плезиоморфные) (Nilson et al., 1994; Nilson, Andr n, 2001).

Взаимоотношения популяций, населяющих горы и южную часть крымской равнины (западное побережье, центральный Крым, Керченский полуостров), остаются не вполне ясными. Все южные равнинные популяции обладают уникальным набором признаков внешней морфологии, при этом в некоторых из них отмечены признаки, характерные для *V. r. puzanovi* (см. табл. 3). Ранее отмечалось, что в юго-западном сек-

⁵В популяциях Херсонского и Джанкойского секторов Присивашья до 1% самцов и 6% самок имеют удвоенный ряд парафронтальных щитков. На юге Крымской равнины самцы с данным вариантом щиткования не отмечены, а доля самок снижается до 1.5 – 4%.

торе Керченского полуострова (мыс Чауда) у особей снижена частота контакта между верхним предглазничным и носовым щитками (42%); на пересыпи озера Сасык на западном побережье часто встречаются особи с комбинацией предлобных щитков *Pfr* «3» (24%) и касанием лобного и надглазничного щитков (11.4% – у самцов); змеи Чауды, озера Сасык и центрального Крыма сходны с горно-крымскими змеями некоторыми особенностями окраски: желтовато-серым или красновато-бурым оттенком спины (Чауда, Сасык – около 50%), ярко-коричневой окраской «зигзага» (Сасык) и редкой его фрагментацией (Чауда – 14.5%), сравнительно светлым брюхом (центральный Крым – 21%), количеством рядов пятен на боках (Чауда, Сасык – 1.45 в среднем, против 1.62 – 1.66 в Присивашье) (Кукушкин, 2004 б, 2005 а, б; Kukushkin, Zinenko, 2006). Однако только в Горном Крыму все перечисленные особенности проявляются одновременно, а концентрация редких состояний признаков, как правило, достигает максимальных значений. Уровень отличий между популяциями юга материковой Украины (с Херсонским и Джанкойским секторами Присивашья), с одной стороны, и популяциями южной части Степного Крыма – с другой, ниже такового при сравнении последних с горно-крымской популяцией (см. табл. 1, 2). Таким образом, при определении подвидовой принадлежности змей южной части Степного Крыма по комплексу признаков внешней морфологии затруднений не возникает (*V. r. renardi*), в то время как горно-крымская группировка уклоняется по многим признакам и занимает обособленное положение.

Изменчивость *V. renardi* в Крыму напоминает клинальную. В направлении распространения с севера на юг у этих особей четко проявляется тенденция к олигомеризации фолидоза (Kukushkin, 2003; Kukushkin, Zinenko, 2006). Однако постепенное нарастание отличий от *V. r. renardi* в южном направлении распространения вряд ли можно считать проявлением типичной клинальной изменчивости, реализуемой в градиенте ус-

ловий среды (Новоженков, 1982). Сходство популяций Главной гряды и причерноморских областей Степного Крыма не может быть объяснено, исходя из адаптаций к климату или другим параметрам биотопов, так как обитают они в весьма контрастных экологических условиях: первые населяют наиболее влажную и прохладную гористую часть полуострова, вторые – самую засушливую и теплую часть равнины с положительными средними температурами зимних месяцев.

Палеогеографическая реконструкция. Наиболее ранние находки щиткоголовых гадюк (подрод *Pelias* Merrem, 1820) известны из миоцена Центральной Азии и Восточной Европы (Szyndlar, 1991). Высказывалось мнение, что в плиоцене *V. renardi* уже обитала на равнине к северу от Кавказских гор (Тертышников, 1977; Nilson et al., 1994). Действительно, на Восточно-Европейской равнине первые ископаемые остатки гадюк, идентифицируемых как *V. cf. ursinii*, относятся к верхнему плиоцену (Ратников,

Таблица 3

Сравнительная морфологическая характеристика некоторых южных популяций «западной» формы *V. r. renardi*

Признак; индекс*	Окр. г. Токмак, Запорожская область Украины		Крым, Присивашье к югу от устья р. Салгир (Нижегородский, Советский и Кировский районы)		Центральный Крым (окр. пгт. Октябрьский, Красногвардейский район)		Северо-Западный Кавказ**	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>L. max.</i> , мм (n)	(20) 573	(13) 631	(200) 522	(500) 677	(64) 453	(34) 491	(275) 560	(275) 670
<i>L. cd. max.</i> , мм (n)	(19) 79.0	(12) 65.0	(100) 70.0	(100) 54.0	(15) 64.0	(31) 47.0	(275) 75.0	(275) 68.0
<i>L./L. cd.</i> (n)	(19) lim. 6.54 – 7.80 X±S _x 7.15±0.08	(12) 8.57 – 10.3 9.57±0.15	(82) 5.69 – 7.69 6.51±0.06	(42) 7.40 – 13.66 9.63±0.17	(15) 6.09 – 8.19 6.82±0.15	(31) 8.02 – 11.53 9.84±0.15	(60) 5.97 – 8.97 7.3±0.08 ^{III}	(60) 8.25 – 13.50 10.2±0.94
<i>L. cap./Lt. cap. max.</i> (n)	(20) lim. 1.26 – 1.58 X±S _x 1.39±0.03	(12) 1.27 – 1.51 1.36±0.02	(70) 1.20 – 1.96 1.45±0.01	(60) 1.03 – 1.88 1.40±0.02	(1) 1.26	(4) 1.23 – 1.42 1.31±0.04	(60) 1.02 – 1.70 1.30±0.02 ^{III}	(60) 1.03 – 1.56 1.23±0.12 ^I
<i>H. imx./Lt. imx.</i> (n)	–	–	(100) (♂+♀) 0.8 – 1.34 1.07±0.01				(38) 0.78 – 1.48 1.10±0.02	(38) 0.91 – 1.80 1.18±0.02
Ventr.+Preventr. (n)	(20) lim. 137 – 147 X±S _x 142.9±0.56 ^I	(13) 143 – 149 145.2±0.53 ^I	(54) 130 – 153 140.6±0.57 ^{III}	(77) 129 – 149 142.9±0.35 ^I	(11) 138 – 145 141.9±0.65 ^I	(27) 140 – 149 143.7±0.50 ^I	(60) 137 – 151 142.8±0.40 ^I	(60) 137 – 151 144.0±0.36 ^I
<i>S. cd.</i> (n)	(19) lim. 33 – 39 X±S _x 35.8±0.39 ^{III}	(12) 25 – 31 27.8±0.55 ^{II}	(54) 28 – 38 33.5±0.28 ^{II}	(76) 21 – 32 25.6±0.21	(10) 34 – 38 35.8±0.36 ^{II}	(25) 22 – 28 25.8±0.34	(60) 27 – 37 34.0±0.27	(60) 22 – 30 26.0±0.26
<i>Sq.</i> (n)	(20) lim. 21 – 23 X 21.1	(13) 21 – 23 21.2	(70) 20 – 21 21.0	(100) 21 – 23 21.0	(21) 21 21.0	(33) 21 – 23 21.2	(120) 19 – 23 21.0	
<i>S. orb.</i> (n)	(20) lim. 8.5 – 9.5 X±S _x 9.2±0.08 ^I	(13) 8.5 – 10.5 9.3±0.21 ^{II}	(61) 7 – 10.5 9.3±0.09 ^I	(90) 7 – 11 9.3±0.08 ^I	(11) 9 (min. 8) – 10 9.3±0.12 ^I	(29) 8 (min. 7) – 10.5 9.2±0.13 ^I	(120) 7.5 – 11.5 9.15±0.14 ^{II}	
<i>Lab.</i> (n)	(20) lim. 8.5 – 10 X±S _x 9.1±0.08 ^I	(13) 9 – 9.5 9.1±0.05 ^I	(51) 8 – 9 8.9±0.03 ^{II}	(39) 8 – 9.5 8.9±0.05	(10) 9 – 9.5 9.1±0.07 ^I	(30) 7.5 – 9.5 9.0±0.07 ^{III}	(120) 7 – 10 8.88±0.09	
<i>Sub.</i> (n)	(20) lim. 9 – 12.5 X±S _x 10.6±0.18 ^{III}	(13) 9.5 – 11.5 10.3±0.19	(45) 9 – 12 10.2±0.08	(45) 9 – 11 10.1±0.06	(11) 9.5 – 11.5 10.4±0.19	(32) 9.5 – 11 10.0±0.08	(60) 9 – 11.5 10.2***	(60) 9 – 11.5 9.9***
<i>S. ic.</i> (n)	(20) lim. 2 – 6 X±S _x 3.85±0.28	(13) 3 – 7 5.0±0.30 ^{II}	(111) 2 – 10 4.1±0.13	(168) 2 – 10 4.5±0.13 ^{II}	(17) 3 – 6 4.2±0.23	(34) 3 – 7 4.9±0.22 ^I	(60) 2 – 8 4.0±0.19	(60) 2 – 8 5.1±0.19 ^I
<i>S. pf.</i> (n)	(20) lim. 2 – 11 X±S _x 5.85±0.56	(13) 6 – 11 8.7±0.46 ^I	(40) 2 – 12 5.6±0.35	(72) 0 – 13 6.4±0.31	(19) 3 – 11 6.7±0.56 ^{II}	(33) 3 – 11 7.0±0.41 ^{III}	–	

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Lor.</i> (n)	(20)	(13)	(95)	(132)	(11)	(30)	(60)	(60)
lim.	3 – 6	3.5 – 7	2.5 – 6.5	1.5 – 7.5	3.5 – 6	3.5 – 7.5	3 – 6.5	3 – 6.5
X±S _x	4.4±0.17	4.9±0.27 ^{III}	4.6±0.08 ^{II}	5.0±0.08 ^I	4.7±0.22 ^{III}	5.2±0.20 ^I	4.50 ^{***}	5.05 ^{***}
<i>S. cr.</i> , % (n)	(33) 27.3±7.76		(120) 0.8±0.81 ^{II}		(53) 3.8±2.63 ^{III}		(120) 31.4±4.24 ^{II}	
<i>A 2</i> , % (n)	(33) 3.0±2.98 ^{III}		(283) 8.1±1.62		(52) 13.5±4.74		(120) 4.2±1.83 ^{III}	
<i>Fimx.</i> , % (n)	(33) 0 ^{III}		(190) 1.1±0.76 ^{III}		(53) 0 ^{III}		(120) 0.8±0.81 ^{III}	
<i>Pfr</i> [«3»], % (n)	(33) 6.1±4.17 ^{II}		(300) 13.7±1.99 ^{III}		(53) 11.3±4.35 ^{III}		–	
<i>Fpar.</i> , % (N)	(20) 10.0±6.71	(13) 23.1±1.17 ^I	(278) 1.8±0.80	(328) 7.0±1.41	(19) 0	(34) 26.5±7.57 ^{III}	(n = 120) 22.0±3.78 ^{III}	(у самок чаще)
<i>ON</i> [+], % (N)	(66) 87.9±4.01 ^I		(238) 67.8±3.03 ^I		(82) 70.7±5.03 ^{II}		?	
<i>ON</i> _1, % (n)	(20) 100±0.00 ^I	(13) 76.9±11.69	(76) 71.1±5.20	(42) 81.0±6.05	(11) 81.8±11.63 ^{III}	(30) 80.0±7.30	(120) 23.0±3.84 ^I	
<i>ZW</i> (n)	(20)	(13)	(84)	(97)	(10)	(28)	–	
lim.	58 – 61	55 – 66	51 – 79	46 – 67	50 – 64	42 – 72		
X	62.0±1.11	57.8±4.40	59.5±0.61	56.7±0.44 ^{III}	56.3±1.33 ^{III}	58.3±1.12		
<i>FZ</i> , % (n)	(20) 35.0±10.67	(13) 15.4±10.01	(121) 64.5±4.35 ^I	(56) 10.7±4.13 ^{III}	(18) 27.3±10.50	(34) 5.9±4.04	(120) 2.3±1.37 ^{II}	
Брюхо черное, % (n)	(19) 52.6±11.46 ^I	(13) 14.3±9.71	(50) 22.0±5.86 ^{III}	(57) 0	(18) 5.6±5.42	(34) 0	У меланистов и части «криптических» особей	

Примечания. * Пропорции даны для взрослых змей ($L. \geq 300$ мм). ** По: Островских (2001, 2004, 2006). *** В оригинальном источнике (Островских, 2004) значения данных признаков даны как сумма элементов фolidоза с обеих сторон головы.

Отличия от *V. r. puzanovi* достоверны при: $P < 0.001$ (I), $P < 0.01$ (II), $P < 0.05$ (III).

2002; Бакиев и др., 2007). Однако сами эти авторы признают, что надежных доказательств их принадлежности именно к *V. renardi* не существует.

По молекулярным данным, *V. renardi* около 1.5 млн лет назад дивергировала от формы, близкой к *V. eriwanensis* (Nilson, Andrén, 2001; Gvozdik et al., 2007), что позволяет предполагать кавказское происхождение этого таксона. Мы допускаем, что *V. renardi* оформилась как один из видов восточной ветви комплекса «*V. ursinii*» в низких горах Восточного Закавказья или на равнинах Предкавказья и получила возможность расселения в западном и восточном направлениях не ранее эоплейстоцена, после того как произошло соединение Кавказа с Русской платформой (Белуженко, 2006). На юге Восточно-Европейской равнины в это время доминировали саванные и степные ландшафты, благоприятствовавшие продвижению склерофильной фауны на север (Завьялов и др., 2002). Обычно высказывается противоположная точка зрения, и *V. renardi* на Кавказе считается вселенцем с севера (Тертышников, 1977; Киреев, 1987; Orlov, Tuniyev, 1990; Nilson et al., 1994; Tuniyev, 1995).

Середина неоплейстоцена ознаменовалась аридизацией климата, формированием центральноевразийского степного пояса (Nilson, Andrén, 2001), вымиранием большинства термофильных видов герпетофауны в Центральной Европе вследствие увеличения продолжительности ледниковых эпох (Ivanov, 2007). G. Nilson и С. Andrén (2001) считают, что близкая к анцестральной равнинная форма *V. ursinii* s. l. в ледниковые эпохи сохранялась в Центральной Азии. Вторичная ее радиация могла осуществляться в интерстадиалы плейстоцена либо в голоцене. Палеонтологические данные не противоречат данной точке зрения: ископаемые остатки степной гадюки (с высокой степенью вероятности принадлежащие *V. renardi*) известны из нижнего и среднего неоплейстоцена Восточной Европы в составе тираспольского и хазарского фаунистических комплексов (Ратников, 2002).

Генезис южно-крымских популяций *V. renardi* ясен не вполне. Сведение в исторический период лесов в предгорье в какой-то мере могло способствовать продвижению вида на юг на отдельных участках (Кукушкин, 2004 а). Очевидно, однако, что вы-

двигавшаяся Н.Н. Щербаком (1966) гипотеза «вытеснения» степной гадюки в горы в результате хозяйственного освоения равнины не выдерживает критики, и этот вид населяет Горный Крым несравненно более продолжительное время. На первый взгляд, кажется вероятным, что гадюка заселила Крым, в том числе безлесные северные склоны Чатырдага и восточных яйл, являющиеся непосредственным продолжением равнинных степей Крыма (Привалова, 1958), относительно недавно – в «ксеротермическую» эпоху голоцена, отмеченную сдвигом границы степной зоны на юг и продвижением степных ландшафтов в горы (Монин, Шишков, 1979). Такой точки зрения на время появления *V. renardi* в Крыму придерживался Н.Н. Щербак (1966). Заселение *V. renardi* северного склона Большого Кавказа также связывают с голоценом (Orlov, Tuniyev, 1990). Однако изучение отложений карстовой пещеры Эмине-Баир-Хосар, открывающейся на северо-западной кромке плато Чатырдага на высоте 990 м н. у. м. (см. рис. 3), показало, что в середине валдайской эпохи (молодошекснинский интерстадиал, витачевская теплая фаза; ~ 50 – 27 тыс. лет назад) на Чатырдагской яйле или в непосредственной близости к ней уже обитали щитоголовые гадюки (*Vipera* sp.) в составе достаточно богатого герпетокомплекса, включающего *Lacerta* aff. *agilis*, *Coronella austriaca* Laurenti, 1768 и такие термофильные формы, как *Pardalis tauricus* (Pallas, 1814), *Zamenis situla* (Linnaeus, 1758) и даже Scincidae (Vremir, Ridush, 2005). Датировка остатков не вызывает сомнений: остеологический материал, переотложенный из погадок гнездившихся на входе в пещеру хищных птиц, был извлечен непосредственно из слоя (Б.Т. Ридуш, личн. сообщ.). Здесь же обнаружены остатки млекопитающих мамонтовой фауны. Поскольку большинство перечисленных рептилий обитают в Крыму по сей день, очень высока вероятность того, что остатки гадюк принадлежат именно *V. renardi*. Климат интерстадиала характеризовался мягкими, но малоснежными зимами; растительность Ча-

тырдага была близка к современной (с тем отличием, что на северном склоне массива большие площади занимали сосновые леса), в крымском предгорье, как и на всем пространстве Северного Причерноморья, распространялись теплые лесостепи и сухие полынно-злаковые степи (Герасименко, 2005; Сапожников, 2005; Vremir, Ridush, 2005, 2006). Природная обстановка благоприятствовала продвижению пресмыкающихся в средние широты. Ископаемые остатки степной гадюки, датируемые серединой валдайской эпохи, известны с территорий, лежащих значительно севернее Крыма – даже из Тартарстана (Ратников, 2002; Бакиев и др., 2004). К этому же периоду относят заселение Восточно-Европейской равнины прыткой ящерицей (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004).

G. Nilson и C. Andrén (2001) отмечали определенный параллелизм эволюции гадюк комплекса «*V. ursinii*» и прыткой ящерицы в Южной Европе и на Кавказском перешейке. В Крыму прыткая ящерица в ископаемом состоянии известна с палеолита (по крайней мере, с эпохи Мустье – 100 – 40 тыс. лет) (Щербак, 1966). Молекулярные исследования последних лет выявили эволюционную дискретность прытких ящериц Крыма, результатом чего явилась ревалидизация горно-крымского подвида – *L. a. tauridica* Suchow, 1927 (Kalyabina-Hauf et al., 2004). Расхождение *L. a. exigua* (Eichwald, 1831) и линии *tauridica* произошло, по-видимому, в позднем неоплейстоцене. Предполагается, что «...прыткая ящерица попала... на территорию Крымских гор... в плейстоцене непосредственно с Кавказа... При последующем похолодании гаплотип *exigua* сохранился в Кавказском рефугиуме, а генетическая линия крымских ящериц... оставалась изолированной и в качестве рефугиума использовала территорию Юго-Восточного Крыма...» (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004, с. 71). Поскольку низкогорного моста, напрямую связывавшего Горный Крым с Новороссийским районом Кавказа, в это время уже не существовало (Новосад, 1992), колонизация могла осуществляться через обнажавшуюся в

период регрессий Понта широкую полосу шельфа где-то в Керченско-Таманском регионе (Санников и др., 2003). Логично предположить, что одновременно с прыткой ящерицей в Крым проникла и степная гадюка. Ареалы *V. renardi* и *L. agilis* в Крыму в значительной мере совпадают. Эти виды, связанные преимущественно с открытыми биотопами, за редким исключением, сопутствуют друг другу (прыткая ящерица несколько более эвритопна и, в отличие от степной гадюки, местами проникает не только на южный макросклон, но и в зону Южного берега, а на яйлах достигает верхних отметок высот) (Щербак, 1966; Котенко, 2005; Свириденко, Кукушкин, 2005 а) (см. рис. 3). Синхронность флуктуаций ареала *V. renardi* и *L. agilis*, на наш взгляд, может иллюстрировать и наличие в Крыму небольших изолятов, где эти виды обитают совместно (например, на пересыпи озера Сасык). В пользу высказанного предположения косвенно свидетельствуют и аналогичные тенденции в морфологической изменчивости *V. renardi* и *L. agilis* в Крыму: у обоих видов отчетливо прослеживается олигомеризация многих структур фолидоза в направлении распространения с севера на юг (Свириденко, Кукушкин, 2005 б; Kukushkin, 2003; Kukushkin, Zinenko, 2006).

Опираясь на данные палеогеографии, можно предложить следующую реконструкцию гипотетических событий второй половины четвертичного периода. Являясь умозрительной и, безусловно, упрощенной, данная схема объясняет своеобразие степной гадюки Горного Крыма, не вступая в противоречие с изложенной выше точкой зрения G. Nilson и C. Andrén (2001).

В начале среднего плейстоцена (лихвинское межледниковье; ~ 440 – 297 тыс. лет) климат на всей территории Украины был близок к субтропическому: на севере господствовали смешанные леса с участием видов арктотретичной флоры, в Крыму, в географическом отношении представлявшем собой остров, произрастали вечнозеленые леса аридного типа (Сиренко, Турло, 1986;

Зеленая книга..., 1987; Дидух, 1992). Поэтому инвазию степных фаунистических элементов (в том числе степной гадюки, приуроченной в своем распространении с типичными суббореальными ландшафтами) мы связываем с более поздним временем.

Днепровская эпоха характеризовалась суровыми климатическими условиями. По долине Днепра язык ледника спускался до 48°N; в перигляциальной зоне Украины средние температуры июля составляли лишь +5, +6°С, января – -34, -15°С при годовом количестве осадков 100 – 250 мм (Монин, Шишков, 1979; Сиренко, Турло, 1986). На северном склоне Крымских гор среднегодовая нулевая изотерма проходила по высотам 800 – 900 м н. у. м (Макаров, Клюкин, 1999). Климатические и орографические условия благоприятствовали развитию локальных ледников и снежников (Муратов, 1960). На Чатырдаге и других яйлах обнаружены формы рельефа, трактуемые рядом исследователей как морены и ледниковые цирки (Ена и др., 1991). Крым широко соединялся с материком, что способствовало обогащению его флоры бореальными элементами (*Carex humilis*, *Pinus sylvestris*, *Juniperus sabina*, *Betula pendula* и др.), сохранившимися ныне на нагорье (Молявко, Підоплічко, 1955; Зеленая книга..., 1987; Дидух, 1992).

В конце среднего неоплейстоцена потепление на фоне иссушения климата повлекло за собой иррадиацию на запад из Центральной Азии и проникновение в Крым аридно-степных флористических элементов, ныне широко представленных в сообществах Горного Крыма (*Paeonia tenuifolia*, *Adonis vernalis*, *Filipendula vulgaris* и др.) (Дидух, 1992). По-видимому, в это время в Крым переселились и виды животных, связанные в своем распространении с открытыми ландшафтами. Показательно, что данной эпохой в Крыму датируются наиболее ранние находки большого тушканчика (*Allactaga major* Kerr, 1792) и общественной полевки (Дулицкий, 2001). Первичную фазу колонизации Крыма степной гадюкой логично связывать с этим периодом. Рельеф

горной части полуострова к этому времени сформировался в основных чертах (Муратов, Николаев, 1940; Муратов, 1960), сложились и все основные флористические комплексы (Дидух, 1992). Черноморский бассейн находился в регрессивной стадии, и географическая ситуация в регионе способствовала фаунистическому обмену (Молявко, Підплічко, 1955; Федоров, 2000).

С последующим микулинским межледниковьем (~ 128 – 72 тыс. лет) связано развитие карангатской трансгрессии, в максимальную фазу которой Крым представлял собой остров (Свиточ и др., 1999; Байгушева, Титов, 2007). В это время могли сформироваться оригинальные черты крымской популяции. Во второй половине интерстадиала на юге Украины распространились сообщества неморального типа, граница зоны широколиственных лесов проходила южнее современной на 1 – 2°; предполагается контакт лесов Крыма и Северного Кавказа (Дидух, 1992). В ландшафте предгорного Крыма преобладали засушливые степи и редколесья *Juniperus oxycedrus* (Бонч-Осмоловский, 1940). Ископаемые остатки степной гадюки известны из микулинского горизонта Белгородской области (Ратников, 2002). Несомненно, были условия для существования этого вида и в Крыму.

В конце валдайской эпохи на Русской равнине и в Предкавказье южнее 47 – 48°N господствовали опустыненные злаково-попынно-маревые степи с перелесками из сосны и карликовых берез, что говорит о высокой континентальности климата (Маркова и др., 2002; Сапожников, 2005). В Крымских горах сохранялся изолированный эксклав неморальной флоры (Дидух, 1992). Мы не располагаем достоверными данными об обитании степной гадюки на равнинах Причерноморья во время максимума валдайского оледенения, но допускаем, что она могла существовать здесь в микрорефугиумах (например, в интразональных биотопах). На потенциальную возможность этого ясно указывает современное распространение *V. renardi*. Северная граница ареала вида

достигает Закамья, верховий Тобола, Иртыша и Оби (~ 50 – 55°N) (Банников и др., 1977; Nilson, Andrén, 2001; Чибилев, 2006; Табачишина и др., 2007), причем в районах, характеризующихся наиболее суровым климатом (юг Западной Сибири, Северный Казахстан), средние январские температуры составляют -20, -17°С, среднегодовые – всего +0.5, +1.5°С, годовая сумма осадков едва достигает 300 мм (Борисов, 1948). Доказано, что некоторые виды рептилий (*Emys orbicularis* Linnaeus, 1758, *L. agilis*, *N. tessellata* (Laurenti, 1768), *V. berus*) во время последнего оледенения сохранялись в одном или нескольких рефугиумах в Понто-Каспийском регионе (Ursenbacher et al., 2006; Joger et al., 2007). Безусловно, в число этих «холодостойких» форм входила и *V. renardi*.

В период главного «климатического минимума» плейстоцена, соответствовавшего осташковскому стадиалу (~ 24 – 18 тыс. лет), обитающие в Крымских горах термофильные виды рептилий, могли спускаться на сопредельную равнину либо переходить на приморский склон гор. Чатырдагский массив ограничен с запада и востока невысокими (~ 600 – 750 м н. у. м.) перевалами (см. рис. 3), что теоретически создавало благоприятные условия для миграции рептилий на южный макросклон в холодные эпохи. Впрочем, некоторые виды змей (*C. austriaca*, *V. renardi*) и ящериц (*Darevskia lindholmi* Lantz et Cyrén, 1936, *L. agilis*), составляющие ядро герпетокомплекса нагорья и обладающие высокой терморезистентностью, вероятно, могли сохраняться в долинах, прорезающих северные склоны яйл, даже в максимальную стадию похолодания. В подтверждение данного предположения говорит тот факт, что в ущельях северного и восточного склона Чатырдага произрастают такие реликтовые виды флоры, как *Jasminum fruticans* и *Juniperus excelsa* – элементы прашибляка, сохранявшиеся здесь, по мнению Я.П. Дидуха (1992), с позднего плиоцена. Сохранению теплолюбивой флоры и фауны в среднегорье могли способствовать вертикальные температурные инверсии, обычные

в условиях резко континентального климата с устойчивыми зимними антициклонами (Борисов, 1948; Мони́н, Шишков, 1979). Таким образом, Крымский полуостров в конце валдайской эпохи наверняка служил ледниковым убежищем для степной гадюки. Не вызывает сомнения также существование крупного рефугиума *V. renardi* в Предкавказье. В периоды морских трансгрессий, сопровождавшихся возникновением широкого (до 55 км) Маныч-Керченского пролива, эффект изоляции северо-кавказских популяций, безусловно, усиливался.

На рубеже плейстоцена и голоцена вновь складываются благоприятные условия для фаунистического обмена между Крымом и соседними регионами. Вплоть до заполнения Черноморской впадины водами Средиземного моря (~ 7.1 тыс. лет), уровень новоэвксинского бассейна был ниже современного на 80 – 110 м, на месте Азова простиралась заболоченная низменность, объединенная дельта Дона и Кубани располагалась в 50 км южнее нынешнего Керченского пролива; в регионе господствовали степные ландшафты (к концу оледенения степи продвинулись на север на 50 км, лесостепи – на 300 км) (Симакова, 2005; Байгушева, Титов, 2007; Yena et al., 2005). С этим периодом мы связываем начало завершающей фазы колонизации Крыма *V. renardi* и *L. agilis*. Подвижки «степняков» на север и запад могли быть инициированы не только прогрессирующим потеплением, но и быстрым (до 20 км / год) наступлением Каспия в период раннехвалынской трансгрессии (~ 16 – 14 тыс. лет), когда под водой оказались огромные территории (Свиточ и др., 1999; Завьялов и др., 2002, 2003). В первой половине голоцена на вновь освободившихся от воды территориях в Прикаспии и Предкавказье развивается степная растительность, и на фоне дальнейшего потепления и иссушения климата происходит становление современного степного фаунистического комплекса (Мони́н, Шишков, 1979; Завьялов и др., 2003). В среднем голоцене (~ 7 – 2.7 тыс. лет) в Причерноморье в составе степных ценозов доминировали пон-

тические элементы, генетически связанные со степями Центральной Азии (*Festuca valesiaca*, *Amygdalus nana*, *Spiraea hypericifolia*, виды родов *Stipa*, *Artemisia*, *Linosyris*, *Astragalus*, *Caragana*), в степях юго-востока Украины возрастала роль ксерофильных горнокрымских и кавказских элементов (*Paronychia*, *Genista*, *Thymus*), на яйле сформировались сообщества луговых степей, в предгорье – настоящие степи (Зеленая книга..., 1987; Дидух, 1992). К этому периоду, вероятно, следует относить образование на юге Крымской равнины зон интерградации между голоценовыми вселенцами (*V. r. renardi* и *L. a. exigua*) и формами, изолированными в Крыму с плейстоцена. Переходный характер морфологии южных равнинных популяций *V. renardi* и *L. agilis* вполне может быть обусловлен интрогрессией генов широкоареальных форм. Предполагается, что аналогичный процесс – «растворение» реликтовой формы (*V. b. nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986) экспансивным вселенцем (*V. b. berus*) – происходил в конце плейстоцена в лесостепной зоне Восточной Европы (Zinenko, 2004).

Благодарности

Выражаю благодарность А.И. Зиненко (Музей природы Харьковского национального университета) за консультации в процессе работы, Е.М. Писанцу, И.Б. Доценко и В.И. Радченко (Зоомузей ННПМ НАНУ, Киев) за предоставление возможности обработки коллекций, С.В. Марченко (Национальный университет «Киево-Могилянская Академия», Киев), С.В. Леонову, Н.М. Ковблюку (Таврический национальный университет, Симферополь) и В.И. Радченко за выполнение фотографий, А.Н. Цвельх (Институт зоологии НАНУ, Киев), И.С. Турбанову (государственная экологическая инспекция г. Севастополь) и Е.В. Беднарской (Симферополь) за предоставление сведений о находках степной гадюки в Горном Крыму, А.И. Зиненко, С.В. Островских (Кубанский государственный университет, Краснодар), Б.Т. Ридушу (Черновицкий национальный университет),

А.Г. Бакиеву (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти), Т.И. Котенко (Институт зоологии НАНУ) и С.Н. Литвинчуку (Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург) за предоставление необходимых литературных источников, С.А. Шарыгину (Государственный Никитский ботанический сад, Ялта), Н.М. Ковблюку, С.В. Островских и В.Ю. Ратникову (Воронежский государственный университет) за ценные критические замечания. Особую признательность выражаю К.В. Титовой, без моральной поддержки которой эта работа вряд ли была завершена.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Байгушева В.С., Титов В.В.* 2007. Природная среда и условия жизни охотников на зубров в Приазовье // *Вестн. антропологии. Науч. альманах* (Москва). Вып. 15, ч. 1. С. 113 – 119.
- Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю.* 2004. Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самар. науч. центра РАН. 192 с.
- Бакиев А.Г., Ратников В.Ю., Зиненко А.И.* 2007. О формировании фауны гадюк Волжского бассейна // *Изв. Самар. науч. центра РАН*. Т. 9, № 1. С. 163 – 170.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н.* 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 415 с.
- Белуженко Е.В.* 2006. Континентальные и субконтинентальные отложения верхнего миоцена – эоплейстоцена Западного Предкавказья: Автореф. ... дис. канд. геол.-минерал. наук. М. 24 с.
- Бонч-Осмоловский Г.А.* 1940. Палеолит Крыма. Вып. 1. Грот Киик-Коба. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 225 с.
- Борисов А.А.* 1948. Климаты СССР. М.: Учпедгиз. 222 с.
- Браунер А.* 1904. Краткий определитель пресмыкающихся и земноводных Крыма и степной полосы Европейской России // *Зап. Крымск. горного клуба* (Одесса). 64 с.
- Браунер А.А.* 1905. Предварительное сообщение о пресмыкающихся и земноводных Крыма, Кубанской области, Волынской и Варшавской губерний // *Зап. Новорос. о-ва естествоиспытателей* (Одесса). Т. 28. 14 с.
- Важов В.И.* 1983. Целебный климат. Симферополь: Таврия. 96 с.
- Ведмедеря В.И.* 1989. Гадюки подрода *Reilias* // *Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся*. Киев: Наук. думка. С. 35 – 39.
- Ведмедеря В.И., Зиненко А.И., Гончаренко Л.А.* 2007. Каталог коллекций Музея природы Харьковского национального университета им. В.Н. Каразина. Змеи (Reptilia: Serpentes). Харьков: Изд-во Харьк. нац. ун-та. 82 с.
- Габлиц К.И.* 1785. Физическое описание Таврической области по ее местоположению и по всем трем царствам природы. СПб.: Типография И. Вейтбрехта. 199 с.
- Герасименко Н.П.* 2005. Палеоэкология среднего и позднего палеолита на археологических памятниках Горного Крыма // *Проблемы палеонтологии и археологии юга России и сопредельных территорий*. Ростов н/Д: ЦВВР. С. 14 – 16.
- Дидух Я.П.* 1992. Растительный покров Горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана). Киев: Наук. думка. 256 с.
- Доценко И.Б.* 2003. Каталог коллекций Зоологического музея ННПМ НАН Украины. Змеи / Зоологический музей Национального научно-природоведческого музея НАНУ. Киев. 85 с.
- Дулицкий А.И.* 2001. Млекопитающие. История, состояние, охрана, перспективы. Симферополь: СОНАТ. 208 с.
- Душевский В.П., Шутов Ю.И.* 1987. Чатырдаг. Симферополь: Таврия. 80 с.
- Ена В.Г., Кузнецов В.Г., Лысенко Н.И.* 1991. Охрана природопроявлений плейстоценовых ландшафтов Горного Крыма // *Экологические аспекты охраны природы Крыма*. Киев: УМК ВО. С. 11 – 14.
- Ждокова М.К.* 2003. Распространение и некоторые аспекты морфологии степной гадюки *Vipera ursinii* (Reptilia, Viperidae) в Калмыкии // *Современная герпетология* (Саратов). Т. 2. С. 143 – 147.
- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В.* 2001. Современное распространение и морфологическая характеристика степной гадюки (*Vipera ursinii*) в Поволжье // *Вопросы герпетологии*. М.: Изд-во МГУ. С. 101–104.
- Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Макаров В.З., Березуцкий М.А., Якушев Н.Н.* 2002. Генезис природных условий и основные направления современной динамики ареалов животных на севере Нижнего Поволжья. Сообщ. 3. Генезис фауны и флоры в четвертичное время. Плейстоцен // *Поволж. экол. журн.* (Саратов). № 3. С. 217 – 235.
- Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Макаров В.З., Забалуев А.П., Якушев Н.Н.* 2003.

Генезис природных условий и основные направления современной динамики ареалов животных на севере Нижнего Поволжья. Сообщ. 4. Генезис фауны и флоры в четвертичное время. Голоцен // Поволж. экол. журн. (Саратов). № 1. С. 3 – 19.

Загороднюк И.В. 1993. Таксономия и распространение серых полевок (Rodentiformes: Arvicolini) фауны Украины // Млекопитающие Украины. Киев: Наук. думка. С. 63 – 76.

Зеленая книга Украинской ССР. Редкие, исчезающие и типичные, нуждающиеся в охране растительные сообщества. 1987. Киев: Наук. думка. 216 с.

Калябина-Хауф С.А., Ананьева Н.Б. 2004. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц *Lacerta agilis* L., 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома b) // Тр. Зоол. ин-та РАН (Санкт-Петербург). Т. 302. 108 с.

Кармышев Ю.В. 1999. Распространение и морфологическая изменчивость степной гадюки Крыма и сопредельных территорий // Проблемы изучения фауны юга Украины. Одесса; Мелитополь: Астропринт; Бранта. С. 54 – 59.

Кармышев Ю.В. 2001. Распространение и таксономический статус степной гадюки (*Vipera ursinii*) на юге Украины // Вопросы герпетологии: Материалы I съезда Герпетол. о-ва им. А.М. Никольского. М.: Изд-во МГУ. С. 117 – 119.

Киреев В.А. 1987. История формирования герпетофауны Калмыкии и ее зоогеографические особенности // Проблемы региональной фауны и экологии животных. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. С. 59 – 64.

Котенко Т.И. 1989. Темпы роста и линька степной гадюки на Украине // Вестн. зоологии (Киев). № 3. С. 55 – 58.

Котенко Т.И. 2005. Некоторые данные о стациях и плотности популяций *Lacerta agilis tauridica* (Reptilia, Lacertidae) // Вестн. зоологии (Киев). Т. 39, № 5. С. 26.

Котенко Т.И., Кукушкин О.В. 2008. Гадюка степова, *Vipera renardi* (Christ.), – вид Червоної книги України // Знахідки тварин Червоної книги України / Ін-т зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України. Київ. С. 101 – 132.

Кукушкин О.В. 2004 а. Распространение, репродуктивные особенности, размерно-возрастная структура и современное состояние популяций степной гадюки, *Vipera renardi* (Christoph, 1861), в Крыму // Карадаг. История, геология, ботаника, зоология: Сб. науч. тр. Симферополь: СОНАТ. Кн. 1. С. 397 – 424.

Кукушкин О.В. 2004 б. Материалы к изучению герпетофауны Восточного Крыма // НАН Украины. Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Симферополь: СОНАТ. Т. 20. С. 119 – 215.

Кукушкин О.В. 2005 а. О морфологическом своеобразии степной гадюки (*Vipera renardi*) Крымского нагорья // Заповедники Крыма: заповедное дело, биоразнообразие, экообразование: Материалы III науч. конф. Симферополь: Экология и мир. Ч. 2. С. 148 – 153.

Кукушкин О.В. 2005 б. О степной гадюке (*Vipera renardi*) на западном побережье Крыма // Изучение и сохранение природных экосистем заповедников лесостепной зоны / Центрально-Черноземный гос. заповедник. Курск. С. 311 – 314.

Кукушкин О.В. 2007. Материалы к познанию раритетной герпетофауны восточного и центрального участков Горного Крыма // НАН Украины. Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Симферополь: СОНАТ. Т. 22. С. 217 – 270.

Кукушкин О.В., Котенко Т.И. 2003. Особенности распространения змей на Крымском полуострове. Ч. 2 // Змеи Восточной Европы: Материалы Междунар. конф. / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти. С. 41 – 45.

Лакин Г.Ф. 1980. Биометрия. М.: Высш. шк. 293 с.

Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Гос. изд-во иностр. лит. 502 с.

Макаров Н.Н., Ключкин А.А. 1999. Свидетельства древнего оледенения Понтиды // Понтида: Приложение к науч.-практ. дискус.-аналит. сб. «Вопросы развития Крыма». Симферополь: Таврия-плюс. С. 18 – 29.

Маркова А.К., Симакова А.Н., Пузаченко А.Ю. 2002. Экосистемы Восточной Европы в эпоху максимального похолодания валдайского оледенения (24 – 18 тыс. лет назад) по флористическим и териологическим данным // Докл. РАН. Сер. географ. Т. 386, № 5. С. 681 – 685.

Мокржецкий С., Дойч А. 1916. Отчет по естественно-историческому музею Таврического губернского земства за 1915 год. Симферополь: Типография Таврич. губернского земства. 15 с.

Моляк Г.І., Підплічко І.Г. 1955. До палеогеографії Причорноморських степів півдня УРСР у неогені і антропогені // Геологічний журн. (Київ). Т. 15, вып. 1. С. 9 – 25.

Монин А.С., Шишков Ю.А. 1979. История климата. Ленинград: Гидрометеиздат. 407 с.

- Муратов М.В. 1960. Краткий очерк геологического строения Крымского полуострова. М.: Гос. науч.-техн. изд-во лит. по геологии и охране недр. 207 с.
- Муратов М.В., Николаев Н.И. 1940. Четвертичная история и развитие рельефа Горного Крыма // Учен. зап. МГУ. Вып. 48. С. 65 – 73.
- Никольский А.М. 1891. Позвоночные животные Крыма // Зап. Императорской АН. (Санкт-Петербург). Т. 68 (Приложение), № 4. 484 с.
- Новоженев Ю.И. 1982. Географическая изменчивость и популяционная структура вида // Фенетика. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. С. 78 – 90.
- Новосад В.В. 1992. Флора Керченско-Таманского региона (структурно-сравнительный анализ, экофлоротопологическая дифференциация, генезис, перспективы рационального использования и охраны). Киев: Наук. думка. 277 с.
- Островских С.В. 2001. Половой диморфизм метрических характеристик головы и ее элементов у степной гадюки // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Краснодар: Изд-во Кубан. гос. ун-та. С. 147 – 149.
- Островских С.В. 2004. Биология степной гадюки (*Vipera renardi* Christoph, 1861) на Северо-Западном Кавказе: Дис. ... канд. биол. наук. Краснодар, 150 с.
- Островских С.В. 2006. Изменчивость внешней морфологии восточной степной гадюки – *Vipera (Pelias) renardi* на Северо-Западном Кавказе // Современная герпетология (Саратов). Т. 5/6. С. 61 – 70.
- Привалова Л.А. 1958. Растительный покров нагорий Бабугана и Чатырдага. Общее заключение по всему крымскому нагорью // Тр. Гос. Никитского бот. сада (Ялта). Т. 28. 203 с.
- Пузанов И.И. 1931. Предварительные итоги изучения фауны позвоночных Крымского заповедника // Сб. работ по изучению фауны Крымского гос. заповедника. М.; Л.: Гос. мед. изд-во. С. 5 – 39.
- Ратников В.Ю. 2002. Позднекайнозойские земноводные и чешуйчатые пресмыкающиеся Восточно-Европейской равнины // Тр. НИИ геологии Воронеж. гос. ун-та. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та. Вып. 10. 138 с.
- Санников С.Н., Шлапаков П.И., Петрова И.В., Егоров Е.В., Санникова Н.С. 2003. Феногеографический анализ дифференциации популяций сосны обыкновенной Крыма и смежных регионов // Состояние природных комплексов Крымского природного заповедника и других заповедных территорий Украины, их изучение и охрана. Алушта: СП ЧИП. С. 115 – 117.
- Сапожников И.В. 2005. Хронология и палеоэкология позднего палеолита Черноморско-Азовских степей // Проблемы палеонтологии и археологии юга России и сопредельных территорий. Ростов н/Д: ЦВВР. С. 84 – 86.
- Свириденко Е.Ю., Кукушкин О.В. 2005 а. Заметки о распространении и численности прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 (Reptilia, Sauria, Lacertidae), в Горном Крыму // Материали I конф. Українського герпетол. тов-ва / Зоол. музей Национального науково-природо-вченого музею НАНУ. Київ. С. 158 – 161.
- Свириденко Е.Ю., Кукушкин О.В. 2005 б. К морфологической характеристике прыткой ящерицы (*Lacerta agilis tauridica* Suchow, 1927) юго-западной части Крымского нагорья // Изучение и сохранение природных экосистем заповедников лесостепной зоны / Центрально-Черноземный гос. заповедник. Курск. С. 348 – 352.
- Свиточ А.А., Селиванов А.О., Янина Т.А. 1999. Новейшая история трех морей // Природа. № 12. С. 17 – 25.
- Симакова А.Н. 2005. История развития растительности юга Русской равнины в позднем неоплейстоцене – голоцене // Проблемы палеонтологии и археологии юга России и сопредельных территорий. Ростов н/Д: ЦВВР. С. 89 – 90.
- Сиренко Н.А., Турло С.И. 1986. Развитие почв и растительности Украины в плиоцене и плейстоцене. Киев: Наук. думка. 188 с.
- Табачишина И.Е., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. 2002. Морфо-экологическая характеристика нижневолжских популяций степной гадюки (*Vipera ursinii*) // Поволж. экол. журн. (Саратов). № 1. С. 76 – 81.
- Табачишина И.Е., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В. 2007. К уточнению северной границы распространения восточной степной гадюки (*Vipera renardi*) в Поволжье // Поволж. экол. журн. (Саратов). № 3. С. 271 – 277.
- Тертышников М.Ф. 1977. Эколого-зоогеографическая характеристика батрахо- и герпетофауны Северо-Западного Кавказа // Фауна Ставрополя. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. Вып. 11. С. 3 – 25.
- Тертышников М.Ф. 2002. Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья. Ставрополь: Ставропольсервисшкола. 239 с.
- Тертышников М.Ф., Высотин А.Г. 1987. Пресмыкающиеся Ставропольского края. Сообщ. 2. Змеи // Проблемы региональной фауны и

экологии животных. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. С. 91 – 137.

Федоров П.В. 2000. Отражение климатических событий плейстоцена в геологической истории Черного моря // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 8, № 5. С. 74 – 81.

Черлин В.А. 1983. Зависимость щиткования змей рода *Echis* от климатических факторов // Зоол. журн. Т. 42, вып. 2. С. 252 – 257.

Чибилев Е.А. 2006. Рептилии Челябинской области. Материалы по распространению и Красной Книге // Природа и культурное наследие Урала: Материалы III регион. науч.-практ. конф. / Челябинский обл. краеведческого музей. Челябинск. С. 106 – 112.

Щербак Н.Н. 1966. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. *Herpetologia Taurica*. Киев: Наук. думка. 240 с.

Червона книга України. Тваринний світ. 1994. Київ: Українська енциклопедія ім. М.Л. Бажана. 493 с.

Brito J.C., Santos X., Pleguezuelos J.M., Fahd S., Llorente G.A., Parellada X. 2006. Morphological variability of the Lataste's viper (*Vipera latastei*) and the Atlas dwarf viper (*Vipera monticola*): patterns of biogeographical distribution and taxonomy // *Amphibia – Reptilia*, Leiden. Vol. 27. P. 219 – 240.

Gvozdik V., Koltik P., Jandzik D., Cordos B., Rehak I. 2007. Phylogenetic relationships among vipers of the *Vipera ursinii – renardi* complex // Programme and Abstracts: 2^d Biology of the Vipers Conf. Porto. P. 50.

Halpern B., Pechy T., Dankovics R., Major A., Kiss J.B., Zamfirescu S., Zinenko A., Kukushkin O., Ghira I. 2007. Genetic differentiation of the endangered populations of meadow vipers (*Vipera ursinii rakosiensis*, *Vipera ursinii moldavica* and *Vipera renardi*) in East Europe // Programme and Abstracts: 2^d Biology of the Vipers Conf. Porto. P. 20.

Ivanov M. 2007. Herpetological assemblages from the Pliocene to middle Pleistocene in Central Europe: palaeoecological significance // *Geodiversitas*, Paris. № 29 (2). P. 297 – 320.

Joger U., Dely O.G. 2005. *Vipera (Pelias) renardi* – Steppenotter // *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Bd 3. IIB: Schlangen (Serpentes) III. Viperidae. Wiebelsheim: AULA-Verlag. S. 343 – 354.

Joger U., Fritz U., Guiking D., Kalyabina-Hauf S., Nagy Z.T., Wink M. 2007. Phylogeography of western Palaearctic reptiles – spatial and temporal

speciations patterns // *Zoologischer Anzeiger*, Amsterdam. Vol. 246. P. 293 – 313.

Kalyabina-Hauf S.A., Milto K.D., Ananjeva N.B., Joger U., Kotenko T.I., Wink M. 2004. Reevaluation of the status of *Lacerta agilis tauridica* Suchov, 1926 // *Rus. J. of Herpetology*, Moscow. Vol. 11, № 1. P. 65 – 72.

Kotenko T.I., Morozov-Leonov S.J., Mezhzhurin S.V. 1999. Biochemical genetic differentiation of the steppe viper (*Vipera ursinii* group) in Ukraine and Romania // Programme and Abstracts of 10th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica (SEH). Irakleio. P. 88 – 90.

Kukushkin O.V. 2003. Morphological variation of steppe viper (*Vipera renardi*) from the Crimea // Programme and Abstracts of 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica (SEH). Saint-Petersburg. P. 91.

Kukushkin O.V. 2007. Ecology of the prey population of the steppe viper from Chatyrdagh mountain massif (the Crimea) // *Біологія: від молекули до біосфери*. Харків: Планета-Принт. С. 272 – 273.

Kukushkin O.V., Zinenko O.I. 2006. Morphological peculiarities and their possible bearing on the taxonomic status of the Crimean montane populations of the steppe viper, *Vipera renardi* (Christoph, 1861) // Proc. of 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica (SEH). Bonn. P. 61 – 66.

Nilson G., Andrén C. 2001. The meadow and steppe vipers of Europe and Asia: the *Vipera (Acridophaga) ursinii* complex // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, Budapest. Vol. 47, № 2 – 3. P. 87 – 267.

Nilson G., Andrén C., Joger U. 1993. A reevaluation of the taxonomic status of the Moldavian steppe viper based on immunological investigations with a discussion of the hypothesis of secondary intergradation between *Vipera ursinii racosiensis* and *Vipera (ursinii) renardi* // *Amphibia – Reptilia*, Leiden. Vol. 14. P. 45 – 57.

Nilson G., Höggren M., Tuniyev B.S., Orlov N.L., Andrén C. 1994. Phylogeny of the vipers of the Caucasus (Reptilia, Viperidae) // *Zoologica Scripta*, London. Vol. 24, № 4. P. 353 – 360.

Nilson G., Tuniyev B.S., Orlov N., Höggren M., Andrén C. 1995. Systematics of the vipers of the Caucasus: polymorphism or sibling species? // *Asiatic Herpetological Research*, Berkeley. Vol. 6. P. 1 – 26.

Orlov N.L., Tuniyev B.S. 1990. Three species in the *Vipera kaznakowi* complex (Eurosiberian group) in the Caucasus: their present distribution,

possible genesis, and phylogeny // Asiatic Herpetological Research, Berkeley. Vol. 3. P. 1 – 36.

Szyndlar Z. 1991. A review of Neogene and Quaternary snakes of Central and Eastern Europe. Part 2: Natricinae, Elapidae, Viperidae // *Estudios geologicos*, Kraków. Vol. 47. P. 237 – 266.

Tuniyev B.S. 1995. On the Mediterranean influence of the formation of herpetofauna of the Caucasian Isthmus and its main xerophylous refugia // *Rus. J. of Herpetology*, Moscow. Vol. 2, № 2. P. 95 – 119.

Tuniyev B.S., Ostrovskikh S.V. 2001. Two new species of vipers of «kaznakovi» complex (Ophidia, Viperinae) from the Western Caucasus // *Rus. J. of Herpetology*, Moscow. Vol. 8, № 2. P. 117 – 126.

Ursenbacher S., Carlsson M., Hefler H., Tegelström H., Fumagalli L. 2006. Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (*Vipera berus*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data // *Molecular Ecology*, Oxford. Vol. 15. P. 3425 – 3437.

Vremir M.M., Ridush B. 2005. The Emine-Bair-Khosar «Mega Trap» (Ukraine) // *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung. Österreichische Akademie der Wissenschaften*, Wien. Vol. 14. P. 235 – 239.

Vremir M.M., Ridush B. 2006. The paleoenvironmental significance of some Late Pleistocene (Middle Valdai) *Diptera puparia* (Callyphoridae) from the Emine Bair Khosar trap-cave (Chatyrdag, Crimea) // *Archives of Climate Change in Karst: Proceedings of 4th Conference «Climate Change: the Karst Record» / Karst Waters Institute Special Publication. Băile Herculane*. Vol. 10. P. 206 – 210.

Yena An., Yena Al., Yena V. 2005. «Stankiewicz pine» in Crimea: some new taxonomical, chorological and paleo-landscape considerations // *Dendrobiology*, Solna. Vol. 53. P. 63 – 69.

Zinenko O. 2004. New data about hybridization between *Vipera nikolskii* Vedmederya, Grubant & Rudaeva, 1986 and *Vipera berus berus* (Linnaeus, 1758) and their contact zones in Ukraine // *Mertensiella, Rheinbach*. Vol. 15. P. 17 – 28.

**VIPERA RENARDI PUZANOVII SSP. NOV. (REPTILIA: SERPENTES: VIPERIDAE)
AS A NEW SUBSPECIES OF STEPPE VIPER FROM MOUNTAIN CRIMEA**

O.V. Kukushkin

*Karadagh Nature Reserve of Ukrainian National Academy of Sciences
24 Nauki Str., settlement Kurortnoye, Theodosiya 98188, Ukraine
E-mail: vipera_kuk@pochta.ru*

A new subspecies of the steppe viper (*Vipera renardi puzanovi*) from Mountain Crimea is described (with the Chatyrdagh mount massif in the central part of Main Range as a typical territory). In comparison with the typical *V. r. renardi* from its populations of Northern Crimea and mainland Ukraine, *V. r. puzanovi* is characterized by a shorter body, a comparatively low number of elements in many pholidosis structures, and some distinctive peculiarities of the head sculation and color pattern. Besides, it demonstrates a certain convergence similarity with the related mountain taxa from Caucasus and Central Asia. Its holotype (№ 24/1) is deposited in the herpetological funds of Zoological Museum of the National Museum of Natural History (UNAS) in Kiev. Typical habitats of Puzanov's viper are steep stony slopes of gorges with shrub or phrygana-type vegetation and insular groves of deciduous forests or shiblyaks, tomillares and mountain meadow steppes of borderlands of the mountain plateau at altitudes of 500 to 1,000 m a.s.l. A hypothesis of repeated colonization of the Crimean Peninsula by the steppe viper is discussed. Probably, *V. renardi* settled the Crimea in two phases, i) during the final stage of Middle Neopleistocene or the initial phase of Late Neopleistocene (at the end of Riss ice-age or the beginning of Riss-Wurm interglacial), and ii) again in the «xerothermal» epoch of Holocene. It is supposed that the intermittent insulation of the Crimean part of the species range in the periods of greatest temperature falls and the interglacial transgressions of the Black Sea basin has a leading role in the formation of this endemic subspecies.

Key words: steppe viper, morphology, *Vipera renardi puzanovi* ssp. nov., Crimean Mountains, Pleistocene, Holocene.

УДК 598.132.4(479.224)

**СРЕДИЗЕМНОМОРСКАЯ ЧЕРЕПАХА НИКОЛЬСКОГО
(*TESTUDO GRAECA NIKOLSKII*) В АБХАЗИИ**

М.В. Пестов¹, В.И. Маландзия^{2,3}, К.Д. Мильто⁴, Р.С. Дбар^{2,3}, Г.М. Пестов¹

¹ *Общество охраны амфибий и рептилий при экоцентре «Дронт»
Россия, 603001, Нижний Новгород, Рождественская, 16 д
E-mail: vipera@dront.ru*

² *Абхазский государственный университет
Республика Абхазия, 384904, Сухум, Университетская, 1
E-mail: romandbar@mail.ru*

³ *Институт экологии горных территорий КБНЦ РАН
Россия, Нальчик, Инессы Арманд, 34 а
E-mail: malandzia@mail.ru*

⁴ *Зоологический институт РАН
Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1
E-mail: coluber@zin.ru*

Поступила в редакцию 22.12.2008 г.

Впервые представлены результаты исследований популяции средиземноморской черепахи Никольского *Testudo graeca nikolskii* Skhikvadze et Tuniyev, 1986 на территории Республики Абхазия, проведенных в 2006 – 2008 гг. и обзор литературы по этой теме. Даны характеристика современного распространения, биотопического размещения и некоторых морфологических особенностей указанной популяции, а также экспертная оценка ее численности и рекомендации по охране.

Ключевые слова: *Testudo graeca*, распространение, Республика Абхазия.

ВВЕДЕНИЕ

Средиземноморская черепаха *Testudo graeca* (L., 1758) распространена в Северной Африке, в Южной Европе, в Юго-Западной Азии и на Кавказе (Банников и др., 1977; Ананьева и др., 2004). Вид включен в международный список охраняемых видов (IUCN Red List of Threatened Animals), в список Конвенции о международной торговле видами дикой флоры и фауны – Приложение II (Convention on International trade in endangered species of wild fauna and flora – CITES), в Приложение II Бернской конвенции (Bern Convention), в Красную книгу СССР (1984), Красную книгу РФ (2001) в категории «1», как «вид с неуклонно сокращающейся численностью, отдельные популяции которого находятся на грани исчезновения».

Черепахи, обитающие на Западном Кавказе в пределах Краснодарского края РФ

и Республики Абхазия, выделены в самостоятельный подвид *T. graeca nikolskii* Skhikvadze et Tuniyev, 1986 (Чхиквадзе, Туниев, 1986). Современное состояние данного подвида оценивается специалистами как наиболее неблагоприятное: его ареал существенно сократился и разделился на ряд изолированных фрагментов, численность вида продолжает неуклонно снижаться (Даревский, 2001; Туниев, Туниев, 2006 а, б). Основные причины сокращения численности, уменьшения и фрагментации ареала средиземноморской черепахи – антропогенная трансформация и уничтожение естественных мест обитания, а также незаконный вылов черепах для продажи и содержания в домашних условиях.

Литературные сведения о средиземноморской черепахе в Абхазии немногочисленны, что отчасти связано со слабой изучен-

ностью герпетофауны этого региона Кавказа. В ряде региональных сводок первой половины XX столетия этот вид для территории Абхазии вообще не указывается (Никольский, 1913; Барач, 1925; Ростомбеков, 1939).

Первое упоминание об обитании средиземноморской черепахи на территории Абхазии принадлежит К.А. Сатунину, который пишет о кавказской сухопутной черепахе (*Testudo ibera* Pall.): «Зимняя спячка здесь весьма кратковременна. На Пицунде я видел ее ползущею еще в начале ноября и в начале марта» (Сатунин, 1913).

Л.И. Хозацкий осенью 1937 г. обнаружил два мертвых экземпляра средиземноморской черепахи, выброшенных штормом на восточный берег Пицундского мыса. По его предположению, эти черепахи так же, как и многие другие рептилии и амфибии, были вынесены в море водными потоками, образовавшимися после продолжительных ливней, из ущелий, находящихся на противоположном мысу береге Пицундской бухты (Хозацкий, 1941). Позднее он писал: «На Кавказе греческая черепаха распространена спорадично и представлена двумя основными группами разобщённых поселений этого вида. Наиболее локализованными из них являются весьма изолированные колонии на Черноморском побережье в районах: Новороссийск – Геленджик и Гагра – Сухуми. В этих местах, в окружении преимущественно кустарниково-лесных зарослей, обитает та обособленная в пределах Кавказа форма греческой черепахи, которую мы именуем западной. Эта форма представлена малочисленными популяциями реликтового характера, которые ещё недавно имели общий и более обширный ареал» (Алекперов, Хозацкий, 1977).

Многочисленные экземпляры черепах, собранных Л.И. Хозацким в Пицунде, хранятся в фондовых коллекциях Зоологического института РАН. Большая часть экземпляров представлена сухими панцирями павших черепах, либо их фрагментами. Многие из них были собраны на так называемом «кладбище черепах» где-то в окрестностях Пи-

цунды. Кроме того, в коллекции имеются панцири и их фрагменты, принадлежащие 14-ти черепахам, собранным в Сухуми и датированные 1937 – 1939 гг. (ZIN 15925, 15926, 19419, 22263 – 22270).

Позднее Е.С. Миляновский пишет о фауне рептилий Пицундского бора (в настоящее время это один из участков Пицунда-Мюссерского заповедника): «В зарослях грабинника еще обитает редкая теперь сухопутная черепаха» (Миляновский, 1955).

Ещё к началу 60-х гг. XX в. средиземноморские черепахи были довольно обычны в окрестностях Пицунды (Куфтырева и др., 1961). Достаточно высокая численность в эти годы отмечалась здесь и одним из авторов настоящей статьи (Р.С. Дбар) на пологих склонах Мюссерских холмов, в частности, в Лдзаавской дубраве и прилегающих к ней сельскохозяйственных угодьях (кукурузных полях, виноградниках), а также на приусадебных участках.

В дальнейшем численность черепах начала быстро сокращаться в результате резкого увеличения антропогенной нагрузки на приморские экосистемы. Развернувшееся в 1950 – 1960 гг. в западной части Абхазии крупномасштабное создание разветвленной сети курортно-туристических комплексов (санатории, турбазы, дома отдыха, дороги и другие коммуникации), охватившее практически все побережье, в том числе и мыс Пицунда, привело к многократному увеличению рекреационной нагрузки и трансформации естественных местообитаний. Соответственно увеличился неконтролируемый вылов и вывоз этих привлекательных животных многочисленными туристами в качестве живых игрушек и сувениров.

Позднее указывалось лишь на обнаружение единичных особей в Пицундском бору (Колаковский и др., 1987). Другим авторам вообще не удалось обнаружить средиземноморскую черепаху в окрестностях Пицунды (Иноземцев, Перешкольник, 1985). Отсутствует упоминание об обитании средиземноморской черепахи на территории Пицунда-Мюссерского заповедника и в гла-

ве, посвященной этому заповеднику, в монографии «Заповедники Кавказа» (Чиковани и др., 1990), хотя в ней указан ряд других видов рептилий и, в том числе болотная черепаха (*Emys orbicularis*). С тех пор в литературе не появлялось упоминаний о новых находках средиземноморской черепахи в Абхазии.

По-прежнему остается не выясненной юго-восточная граница распространения *T. graeca nikolskii*. В одних источниках пределом распространения указывается Пицунда (Верещагин, 1958, Банников и др., 1977; Банников, 1984; Леонтьева, Сидорчук, 2002), в других – Сухум (Алекперов, Хозацкий, 1977; Иноземцев, Перешкольник, 1985; Ананьева и др., 2004).

По опросным данным, в 1980 – 1985 гг. в небольшом количестве черепахи встречались в Лдзаавской нагорной дубраве и Пицундском бору (З.И. Адзинба, устное сообщение). В начале 1990-х гг. единичные особи отмечены нами в грабинниково-самшитовом лесу Лдзаавского участка Пицунда-Мюссерского заповедника, а сотрудницей заповедника Е.Е. Пучкиной (устное сообщение) – в Пицундском бору. Сотрудник кафедры экологии и морфологии животных Абхазского государственного университета Х.Б. Кове сообщил также о встречах черепах в окрестностях с. Агараки, расположенного между Пицундой и Мюссерой.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

С целью выяснения современного состояния популяции *T. g. nikolskii* на территории Абхазии и уточнения юго-восточной границы ее ареала в 2006 – 2008 гг. нами были организованы экспедиционные исследования, а также опросы и анкетирование специалистов лесного и сельского хозяйства, охотников, местных жителей, преподавателей школ и т. д. Работа проводилась в рамках проекта по изучению и охране средиземноморской черепахи на западном Кавказе, реализуемого Обществом охраны амфибий и рептилий при экоцентре «Дронт» (Нижний Новгород) при поддержке Между-

народного Фонда защиты животных (International Fund for Animal Welfare – IFAW), Фонда Руффорда (Rufford Small Grant for Nature Conservation – RSG), Европейского герпетологического общества (Societas Europaea Herpetologica – SEH) и голландской неправительственной организации Milieucontact Oost-Europa. Основная цель проекта – создание условий, необходимых для сохранения и восстановления ареала и численности средиземноморской черепахи на западном Кавказе (Ананьева и др., 2008).

Промеры черепах проводили по стандартной схеме с дополнениями (рис. 1) по следующим параметрам (Леонтьева, Сидорчук, 2002): длина карапакса по средней линии – LC; длина анального щитка карапакса – LCa; ширина карапакса 1 – SC 1; ширина карапакса 2 – SC 2; ширина карапакса 3 – SC 3; ширина анального щитка карапакса минимальная – SCa 1; ширина анального щитка карапакса максимальная – SCa 2; длина пластрона по средней линии – LP; длина шва между анальными щитками пластрона – LPa; ширина горловых щитков пластрона максимальная – SP 1; ширина плечевых щитков пластрона максимальная – SP 2; ширина брюшных щитков пластрона максимальная – SP 3; ширина бедренных щитков пластрона максимальная – SP 4; ширина анальных щитков пластрона максимальная – SP 5; ширина анальных щитков пластрона мини-

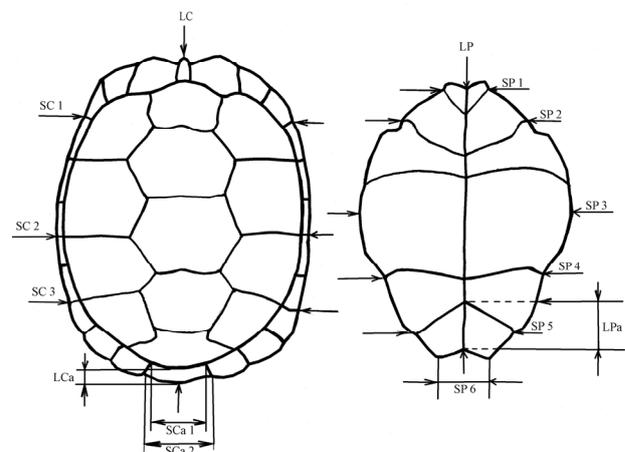


Рис. 1. Схема промеров панциря средиземноморских черепах

мальная – SP 6; высота панциря максимальная – Н; длина хвоста от основания до кончика (измеряется в подогнутом состоянии, поэтому точность измерений не превышает 1 мм) – Lcaud.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований удалось подтвердить существование устойчивой популяции черепах в Пицунда-Мюссерском заповеднике и на сопредельной территории Гагрского и Гудаутского районов Абхазии (рис. 2).



Рис. 2. Современное распространение средиземноморской черепахи в Абхазии

Наиболее крупная группировка выявлена на территории Лдзаавского участка заповедника, где в 2006 – 2008 гг. обнаружено

около 40 разновозрастных черепах. Места обитания данной популяции представляют собой пологие холмы высотой до 200 – 250 м н.у.м., поросшие широколиственным лесом из дуба иберийского и Гартвиса (*Quercus iberica*, *Q. hartwissiana*), граба кавказского (*Carpinus caucasia*), на наиболее сухих южных склонах с примесью сосны пицундской (*Pinus pityusa*), на увлажненных северных склонах и по ущельям с каштаном посевным (*Castanea sativa*) и буком восточным (*Fagus orientalis*). В подлеске, на сухих почти плосковершинных гребнях, преимущественно произрастает азалия (*Rhododendron luteum*) и грабинник (*Carpinus orientalis*). Травяной покров и степень его развития в зависимости от экспозиции и увлажнения неоднороден, по гребню разрежен и находится в угнетенном состоянии. Антропогенная нагрузка в настоящее время здесь относительно невелика.

По опросным данным, черепахи сохранились также на огороженной территории, закрытой для свободного посещения, Российской государственной дачи площадью 150 га, расположенной в пределах пицундского соснового бора. Растительность на песчаных и песчано-галечных отложениях представлена здесь формациями приморских сосняков из реликтовой сосны пицундской, образующей сомкнутые древостои, чередующиеся с разреженными и открытыми участками. В подлеске присутствуют грабинник, боярышник (*Crataegus microphylla*) и др., из лиан – плющ кавказский и колхидский (*Hedera caucasigena*, *H. colchica*), сассапариль высокий (*Smilax excelsa*), ломонос виноградолистный (*Clematis vitalba*). Сведения о регулярных встречах черепах в последние годы и об обнаружении кладки яиц получены от сотрудников этого учреждения при содействии руководства Пицунда-Мюссерского заповедника.

Остальная, большая часть бора, подвергается сильной антропогенной нагрузке за счет расположенных здесь многочисленных кафе, густой сети дорог и тропинок, ведущих к пляжу, который в теплое время года

посещают тысячи отдыхающих, так что вероятность обнаружения здесь черепах в настоящее время чрезвычайно мала.

Еще одна территориальная группировка черепах обнаружена в 15 – 20 км к юго-востоку от Пицунды в окрестностях поселка Мысра (Мюссера). Здесь в 2007 – 2008 гг. было помечено 5 разновозрастных особей. Судя по опросам местных жителей, они также регулярно встречаются в окрестностях кукурузных полей и садов сухопутных черепах, в том числе спаривающихся животных и совсем маленьких черепашек. Места обитания вида здесь приурочены к склонам холмов, поросших дубово-грабовым лесом с участием бука и каштана; в подлеске на северных склонах преобладает рододендрон понтийский (*Rhododendron ponticum*), а на южных склонах и по гребню – азалия и вереск древовидный (*Erica arborea*), единично встречается земляничное дерево (*Arbutus andrachne*). Данная «точка» обнаружения черепах особенно интересна, так как несколько расширяет известный ареал вида в пределах Абхазии. Антропогенная нагрузка в настоящее время здесь также невелика и существованию черепах практически ничто не угрожает.

Таким образом, все достоверные находки средиземноморской черепахи в Абхазии отмечаются в пределах Пицунда-Мюссерской возвышенности (Пицунда-Мюссерского заповедника и прилегающих к нему территорий). Опросные сведения о встречах сухопутных черепах вне описанного района (к северо-западу от него), в частности на холмах по левому берегу реки Псоу вдоль границы с Россией в начале 90-х гг. XX в., а также в окрестностях Гагры в последние годы, нуждаются в проверке.

Имеющиеся у нас опросные данные (предоставленные неспециалистами) о встречах, якобы, сухопутных черепах в более южных районах Абхазии, например в окрестностях Нового Афона, Сухума и Ткуарчалского района, не подтвердились в ходе проведения специальных проверок. Вероятно, эти указания объясняются ошибками

наших респондентов в определении встреченных ими на суше болотных черепах (*Emys orbicularis*).

Сообщения о находках средиземноморских черепах в районе Сухума (Алекперов, Хозацкий, 1977), возможно, были связаны с завозом черепах из района Пицунды, где они были достаточно многочисленны в то время. Впрочем, возможно, что в тридцатых годах прошлого века этот вид еще встречался в окрестностях Сухума, но исчез в дальнейшем, аналогично тому, как это произошло в окрестностях крупных городов Адлер и Сочи в Краснодарском крае РФ (Туниев, Туниев, 2006 а, б).

По нашему мнению, в настоящее время наиболее вероятным юго-восточным пределом распространения *T. graeca nikolskii* как средиземноморского реликта, связанного с наиболее сухими ландшафтами Черноморского побережья, является южная оконечность Пицунда-Мюссерской возвышенности. Косвенное подтверждение этому мы находим в распространении здесь уникальных растительных ассоциаций, включающих ряд средиземноморских третичных реликтов и хорошо отличающихся от ассоциаций влажных субтропиков Колхиды, расположенных южнее. Здесь произрастают виды, не встречающиеся в более южных районах Черноморского побережья Кавказа: сосна пицундская, земляничное дерево, вереск древовидный, подладанник красный (*Cytinus rubra*), арундо (*Arundo donax*) и др.

Недостаток данных не позволяет пока дать объективную оценку общей численности черепах даже на обследованных нами участках, что связано с их скрытым образом жизни и трудностями обнаружения этих животных в лесных условиях. Подтверждением сказанному служит следующий факт: из 28 черепах, помеченных за 3 года на одном и том же, наиболее тщательно и многократно обследованном нами «модельном» холме площадью около 4 га на территории Лдзаавского участка заповедника, лишь 6 экземпляров (менее 25%) были встречены два и более раз, и вплоть до последнего дня

работы мы продолжали обнаруживать здесь новых, ранее не встречавшихся нам животных. Имеющиеся у нас данные позволяют пока лишь констатировать, что на отдельных небольших (вероятно, оптимальных по своим условиям) участках возможна концентрация черепах (до 7 экз. / га) и предположить, что на территории Абхазии в составе Пицунда-Мюссерской популяции обитает порядка нескольких тысяч особей данного вида. Для объективной оценки численности отдельных микропопуляций нужны длительные стационарные наблюдения с привлечением дополнительных средств для поиска черепах. Хороший результат могло бы дать использование специально натренированных собак, которые легко находят этих животных по запаху.

Примерное определение возраста черепах проводилось по годовым кольцам на роговых щитках карапакса и по размеру животных (Иноземцев, Перешкольник, 1985). Относительно точный результат при таком подсчете можно получить лишь для молодых черепах в возрасте до 15 лет. Среди встреченных черепах преобладают половозрелые особи в возрасте старше 15 лет (с длиной карапакса более 150 мм), их доля составляет около 90%, что примерно соответствует данным других авторов (Иноземцев, Перешкольник, 1985; Леонтьева, Сидорчук, 2002). Вероятно, подобное соотношение вызвано скрытым образом жизни неполовозрелых черепах, а также их высокой смертностью в первые годы жизни от различных причин (в первую очередь от хищников и из-за неблагоприятных условий во время зимовки).

По своим морфологическим характеристикам все встреченные нами черепахи – типичные *T. g. nikolskii* с 5 когтями на передних лапах, относительно высокими карапаксами с более или менее выраженной выпуклостью на позвоночных щитках и преимущественно когтевидными чешуями по верхнему краю передней поверхности передних лап (Чхиквадзе, Туниев, 1986).

Половой диморфизм у взрослых черепах выражен в относительной длине хвоста

и в пропорциях анальных щитков пластрона (таблица, рис. 3). Наиболее надежным диагностическим признаком, по нашему мнению, является индекс соотношения длины шва между анальными щитками пластрона и суммарной минимальной ($LPa : SP 6$) или максимальной ($LPa : SP 5$) шириной этих щитков. В первом случае величина индекса колеблется от 0.23 до 0.42 у самцов; от 0.52 до 0.90 у самок; во втором случае – от 0.22 до 0.32 у самцов и от 0.34 до 0.50 у самок. Таким образом, интервалы значений этих индексов у самцов и самок не перекрываются. Не перекрывается у самцов и самок также значение индекса соотношения длины хвоста и длины шва между анальными щитками пластрона ($Lcaud : LPa$). Единственным недостатком использования этого индекса в качестве диагностического признака является сложность (субъективность) относительно точного измерения длины хвоста, который измеряется у живых черепах в подогнутом состоянии. У неполовозрелых черепах в возрасте до 10 лет половой диморфизм практически не выражен.



Рис. 3. Половой диморфизм в пропорциях анальных щитков пластрона взрослых средиземноморских черепах (самка – слева, самец – справа)

Среднее соотношение самцов и самок среди встреченных взрослых черепах – 3 : 2. В мае за счет высокой активности самцов они заметно преобладают (до 70 – 80%), в августе количество встреченных самцов и самок примерно одинаковое.

СРЕДИЗЕМНОМОРСКАЯ ЧЕРЕПАХА НИКОЛЬСКОГО

Некоторые морфологические характеристики
T. graeca nikolskii из Абхазии

Признак	Самцы, <i>n</i> = 13	Самки, <i>n</i> = 9
LC	$\frac{189.96 \pm 17.04}{166.3-209.8}$	$\frac{193.03 \pm 23.15}{156.3-220.7}$
LCa	$\frac{32.72 \pm 3.87}{26.8-39.0}$	$\frac{34.94 \pm 12.00}{23.7-56.1}$
SC 1	$\frac{124.95 \pm 11.77}{103.4-144.1}$	$\frac{128.32 \pm 14.13}{105.8-145.5}$
SC 2	$\frac{140.35 \pm 10.73}{122.9-153.6}$	$\frac{146.01 \pm 14.02}{124.3-165.0}$
SC 3	$\frac{151.31 \pm 15.09}{125.8-173.0}$	$\frac{152.98 \pm 18.94}{123.4-177.2}$
SCa 1	$\frac{30.08 \pm 4.76}{21.3-37.5}$	$\frac{28.77 \pm 3.01}{25.3-32.6}$
SCa 2	$\frac{59.02 \pm 6.83}{49.6-68.4}$	$\frac{50.46 \pm 7.15}{40.5-57.4}$
LP	$\frac{149.68 \pm 11.41}{132.9-168.6}$	$\frac{166.07 \pm 17.39}{137.8-188.0}$
LPa	$\frac{17.72 \pm 3.03}{14.6-21.3}$	$\frac{26.39 \pm 2.21}{23.3-30.5}$
SP 1	$\frac{30.59 \pm 4.18}{26.0-37.4}$	$\frac{31.29 \pm 5.95}{20.2-39.0}$
SP 2	$\frac{86.35 \pm 4.19}{79.1-90.0}$	$\frac{87.52 \pm 8.46}{76.2-97.3}$
SP 3	$\frac{119.26 \pm 9.35}{106.5-135.7}$	$\frac{124.64 \pm 11.76}{105.2-140.4}$
SP 4	$\frac{89.21 \pm 8.88}{78.5-100.5}$	$\frac{93.59 \pm 10.97}{77.5-103.7}$
SP 5	$\frac{70.04 \pm 6.36}{58.3-77.3}$	$\frac{64.71 \pm 8.91}{50.6-74.5}$
SP 6	$\frac{55.52 \pm 7.76}{44.0-77.3}$	$\frac{39.60 \pm 7.87}{25.8-47.0}$
H	$\frac{96.62 \pm 7.79}{83.8-108.4}$	$\frac{97.79 \pm 10.77}{81.0-109.2}$
Lcaud	$\frac{55.62 \pm 6.58}{43.0-63.0}$	$\frac{37.33 \pm 5.59}{30.0-46.0}$
LPa : SP 6	$\frac{0.25 \pm 0.03}{0.22-0.32}$	$\frac{0.41 \pm 0.05}{0.34-0.50}$
LPa : SP 5	$\frac{0.32 \pm 0.06}{0.23-0.42}$	$\frac{0.69 \pm 0.13}{0.52-0.90}$
Lcaud : LPa	$\frac{3.17 \pm 0.47}{2.36-3.94}$	$\frac{1.42 \pm 0.22}{1.17-1.89}$

Примечание. В числителе – среднее и его ошибка, в знаменателе – *min* – *max*.

У большинства взрослых черепах отмечены прижизненные травмы панциря, в ряде случаев – весьма значительные, примерно у трети особей – поражение панциря грибковым заболеванием, в отдельных случаях пораженная площадь может достигать 50 и более процентов поверхности панциря.

Врожденные аномалии фолидоза – изменение стандартного количества, взаимного расположения и пропорций отдельных щитков панциря – отмечены пока лишь однажды: у самки №19 аномально увеличен третий вертебральный щиток карапакса и соответственно частично редуцирован четвертый вертебральный щиток.

Окраска абхазских черепах в целом типична для подвида *T. graeca nikolskii*. Панцирь молодых черепах окрашен преимущественно в желтый цвет, и лишь периферийная часть щитков карапакса – темно-коричневая. Шея, конечности и хвост также окрашены преимущественно в желтый цвет. В целом окраска яркая, контрастная, желтый цвет преобладает по площади над темно-коричневым (рис. 4). С возрастом окраска, как правило, становится более темной и менее контрастной. Это происходит отчасти в результате постепенного нарастания темно-окрашенной периферической части щитков панциря. Исходный желтый цвет также темнеет и превращается в грязно-желтый или светло-коричневый. В целом в окраске взрослых черепах обоего пола преобладают коричневые и бурые тона, соотношение более светлых и более темных участков меняется в сторону темных (рис. 5). Изредка встречаются старые особи, целиком окрашенные в почти черный цвет. Нами был встречен лишь один самец такой окраски. Так же редко встречаются особи, сохранившие



Рис. 4. Ювенильный тип окраски средиземноморской черепахи в возрасте 5 – 6 лет

ювенильный «светлый» тип окраски с преобладанием желтого цвета в окраске панциря, шеи и конечностей. Взрослая самка такой окраски была отмечена также один раз.

В ходе осмотра, измерения и мечения отловленных черепах, практически все они освобождались от каловых масс. В августе 2008 г. мы неоднократно наблюдали утилизацию черепашьих фекалий копрофагами *Sisyphus schaefferi* (определение д-ра биол. наук Г.А. Ануфриева), которые подобно скарабеем катают миниатюрные навозные шарики.



Рис. 5. Типичный вариант окраски взрослой средиземноморской черепахи

Был отмечен еще один интересный факт: на черепахах из Пицунда-Мюссерской популяции мы не обнаружили ни одного клеща. В то же время большинство черепах, обследованных нами на территории Краснодарского края, имели большое количество (до нескольких десятков экземпляров на одной особи) крупных иксодовых клещей (*Hyalomma aegyptium*), обычно локализованных на складках кожи передних и задних конечностей, а также на шее черепахи, что соответствует и литературным данным (Леонтьева, Колонин, 2001). Возможно, этот факт косвенно указывает на давнюю изоляцию Пицунда-Мюссерской популяции черепах от основного ареала вида.

Вопрос о критическом состоянии популяции средиземноморской черепахи в Аб-

хазии ставился неоднократно (Маландзия, 2002; Маландзия, Иваницкий, 2005). Для сохранения вида необходима реализация комплекса мер: включение данного вида в Красную книгу Республики Абхазия, подготовка которой ведется в настоящее время; усиление контроля со стороны природоохранных, таможенных и других служб за незаконным провозом черепах; обеспечение строгого соблюдения режима охраны территории Пицунда-Мюссерского заповедника, являющегося несомненно ключевым местом обитания подвида *T. graeca nikolskii* на юго-восточной границе его ареала.

Возможно, в последние 15 лет произошел некоторый рост численности данного вида, вызванный резким сокращением рекреационной нагрузки в связи с известными событиями грузино-абхазского конфликта (1992 – 1993 гг.). Однако в последние годы в связи со стабилизацией политической и экономической обстановки вновь отмечается устойчивый рост числа туристов, посещающих Абхазию. Соответственно угроза дальнейшего сокращения численности и фрагментации ареала остается вполне реальной. В 2007 г. нам, а также В.М. и Н.В. Ануфриевым (устное сообщение) уже приходилось сталкиваться с фактами отлова и продажи средиземноморских и болотных черепах на Черноморском побережье Абхазии. В настоящее время это явление не стало массовым, однако, очевидно, что масштабы его могут расти при отсутствии специальных мер.

В рамках проекта по изучению и охране средиземноморской черепахи на западном Кавказе в целях повышения информированности населения о проблемах сохранения этого уникального вида нами ежегодно готовится несколько информационных сюжетов для СМИ Республики Абхазия и безвозмездно распространяется часть тиража полноцветных плакатов и карманных календарей с оригинальными фотографиями черепах и символикой спонсоров проекта. Подобная просветительская работа среди местного населения и туристов, на наш взгляд, должна быть продолжена и расширена.

СРЕДИЗЕМНОМОРСКАЯ ЧЕРЕПАХА НИКОЛЬСКОГО

Одним из шагов, необходимых для благополучного существования средиземноморской черепахи на западном Кавказе, в условиях все увеличивающегося антропогенного пресса может и должно стать создание сети специализированных питомников, в которых будут обеспечены оптимальные условия для жизни и воспроизводства средиземноморских черепах под контролем и охраной специалистов с целью последующей реинтродукции подращенного молодняка в естественные места обитания вида. Подобные питомники успешно действуют во многих странах мира и зарекомендовали себя как эффективное средство, гарантирующее выживание редких видов черепах (Kirsche, 1998). Очевидно, что оптимальное место для создания подобного питомника должно быть выбрано в пределах естественного обитания средиземноморской черепахи.

В настоящее время в России, на южном склоне Маркотхского хребта в окрестностях г. Геленджик (Краснодарский край) на территории частного «Сафари парка», где до сих пор обитает относительно крупная и жизнеспособная популяция *T. graeca nikolskii*, начата работа по созданию первого питомника для полувольного содержания и размножения данного подвида. В перспективе было бы целесообразно создание подобного питомника и в Абхазии на территории Пицунда-Мюссерского заповедника.

Считаем необходимым продолжить работу по выявлению сохранившихся микропопуляций средиземноморской черепахи на территории Абхазии и проведению мониторинга их состояния.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, можно констатировать, что вопреки существующему мнению об исчезновении средиземноморской черепахи на территории Абхазии (Туниев, Туниев, 2006 а), здесь сохранилась относительно крупная, стабильная и способная к самовоспроизводству, вероятно, изолированная популяция. Черепахи мозаично распространены в Пицунда-Мюссерском заповеднике и

прилегающих к нему территориях, общей площадью около 80 км². Необходимо продолжение изучения этого редкого и уязвимого вида и реализация комплекса мер по его охране на территории Абхазии.

Благодарности

Авторы выражают благодарность сотрудникам государственного Пицунда-Мюссерского заповедника Г.Л. Малия, Д.Д. Джергеня и А.К. Шавлохову, а также А.М. Пестову и А.Х. Лебедеву за помощь в проведении полевых исследований.

Работа выполнена при финансовой поддержке Международного фонда защиты животных (International Fund for Animal Welfare – IFAW), Фонда Руфффорда (Rufford Small Grant for Nature Conservation – RSG), Европейского герпетологического общества (Societas Europaea Herpetologica – SEH) и голландской неправительственной организации Milieukontakt Oost-Europa.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алекперов А.М., Хозацкий Л.И. 1977. Конструктивные особенности панциря греческой черепахи // Учен. зап. Азербайджанского гос. ун-та. Сер. биол. № 4. С. 43 – 49.

Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г., Даревский И.С., Рябов С.А., Барабанов А.В. 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, распространение и природоохранный статус) / Зоол. ин-т РАН. СПб. 232 с.

Ананьева Н.Б., Мильто К.Д., Островских С.В., Пестов Г.М., Пестов М.В. 2008. Проект по изучению и охране средиземноморской черепахи (*Testudo graeca nikolskii*) на Западном Кавказе – первые итоги и перспективы // Вопросы герпетологии: Материалы третьего съезда герпетол. о-ва им. А.М. Никольского / Зоол. ин-т РАН. СПб. С. 25 – 30.

Банников А.Г., Даревский И.С., Иценко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 416 с.

Банников А.Г. 1984. Средиземноморская черепаха // Красная книга СССР. М.: Лесн. пром-сть. Т. 1. С. 179 – 180.

- Барач Г.П. 1925. К герпетологии Абхазии // Изв. Абхазского науч. о-ва (Сухуми). Вып. 1. С. 171 – 179.
- Верещагин Н.К. 1958. Пресмыкающиеся. Животный мир СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 5. С. 261 – 280.
- Даревский И.С. 2001. Средиземноморская черепаха // Красная книга Российской Федерации. Животные. М.: Астрель. С. 326 – 327.
- Иноземцев А.А., Перешкольник С.Л. 1985. Современное состояние и перспективы охраны обитающей на черноморском побережье Кавказа черепахи *Testudo graeca* L. // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биогеоценозов: Сб. науч. тр. Калинин: Изд-во Калинин. гос. ун-та. С. 60 – 79.
- Колаковский А.А., Бебия С.М., Урушадзе Т.Ф., Адзинба З.И., Балабанов И.П., Бердзенишвили М.Г., Бондуровский Г.М., Долуханов А.Г., Какулия Г.А., Вирквелия Б.Д., Кицмарейшвили Л.С., Поволоцкая В.С., Пучкина Е.Е., Русанов А.Б., Тарасов А.И., Тугуши К.Н., Туниев Б.С., Шалибашивили Г.К., Шенгелия Е.М., Яброва-Колаковская В.С. 1987. Пицунда-Мюссерский заповедник. М.: Агропромиздат. 190 с.
- Куфтырева Н.С., Лаихия Ш.В., Мгеладзе К.Г. 1961. Природа Абхазии. Сухуми: Абгосиздат. 341 с.
- Леонтьева О.А., Колонин Г.В. 2001. Паразитирование клещей *Hyalomma aegyptium* (Ixodidae) на черепахах *Testudo graeca nikolskii* // Вопросы герпетологии: Материалы первого съезда герпетол. о-ва им. А.М. Никольского. М.: Изд-во МГУ. С. 167.
- Леонтьева О.А., Сидорчук Е.А. 2002. Состав популяции и морфологические характеристики средиземноморской черепахи на полуострове Абрау // Биоразнообразие полуострова Абрау: Сб. науч. тр. М.: Изд-во МГУ. С. 90 – 98.
- Маландзия В.И. 2002. Проблемы изучения и сохранения разнообразия позвоночных Абхазии // Библиотеки и ассоциации в меняющемся мире: новые технологии и формы сотрудничества: Тр. 9-й Междунар. конф. М.: ГПНТБ России. Т. 1. С. 478 – 480.
- Маландзия В.И., Иваницкий А.Н. 2005. Изменение фауны позвоночных животных Абхазии и сопредельных территорий (ретроспективный обзор) // Вестн. АН Абхазии (Сухум). № 1. С. 262 – 277.
- Милянковский Е.С. 1955. Фауна и флора Пицундской реликтовой роши // Природа. № 5. С. 104 – 106.
- Никольский А.М. 1913. Пресмыкающиеся и земноводные Кавказа. Тифлис: Изд-во Кавказ. музея. 272 с.
- Ростомбеков В.Н. 1939. К герпетофауне Абхазии // Материалы к фауне Абхазии. Тбилиси: Изд-во Грузин. филиала АН СССР. С. 117 – 121.
- Сатунин К.А. 1913. Фауна Черноморского побережья Кавказа. Пресмыкающиеся и земноводные // Тр. о-ва изучения Черноморского побережья. СПб. Т. 2. С. 172.
- Туниев Б.С., Туниев С.Б. 2006 а. Герпетофауна Сочинского национального парка // Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, зоологические исследования Сочинского национального парка – первые итоги первого в России национального парка. М.: Престиж. С. 195 – 204.
- Туниев Б.С., Туниев С.Б. 2006 б. Редкие виды амфибий и рептилий Сочинского национального парка // Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, зоологические исследования Сочинского национального парка – первые итоги первого в России национального парка. М.: Престиж. С. 205 – 225.
- Хозацкий Л.И. 1941. Морской шторм и некоторые сухопутные животные // Природа. № 1. С. 112 – 113.
- Чиковани Т.Г., Сыроечковский Е.Е., Шалибашивили Г.К. 1990. Пицунда-Мюссерский заповедник // Заповедники Кавказа. Сер. Заповедники СССР. М.: Мысль. С. 101 – 123.
- Чхиквадзе В.М., Туниев Б.С. 1986. О систематическом положении современной сухопутной черепахи Западного Закавказья // Сообщения АН Грузинской ССР. Т. 124, № 3. С. 617 – 620.
- Kirsche W. 1998. Die Landschildkröten Europas. Biologie, Pflege, Zucht und Schutz. Melle: Mergus Verlag GmbH. 104 s.

СРЕДИЗЕМНОМОРСКАЯ ЧЕРЕПАХА НИКОЛЬСКОГО

**MEDITERRANEAN TORTOISE (*TESTUDO GRAECA NIKOLSKII*)
IN ABKHAZIA**

M.V. Pestov¹, V.I. Malandzia^{2,3}, K.D. Mil'to⁴, R.S. Dbar^{2,3}, and G.M. Pestov¹

¹ *Society of Amphibians and Reptiles Conservation*
16-d Rozhdestvenskaya Str., Nizhny Novgorod 603001, Russia
E-mail: vipera@dront.ru

² *Abkhazian State University*
1 Universitetskaya Str., Sukhum 384904, Republic Abkhazia
E-mail: romandbar@mail.ru

³ *Institute of Ecology of Mountainous Territories KBSC, Russian Academy of Sciences*
34a Inessa Armand Str., Nalchik, Russia
E-mail: malandzia@mail.ru

⁴ *Zoological Institute of Russian Academy of Sciences*
¹ *Universitetskaya Nab., St. Petersburg 199034, Russia*
E-mail: coluber@zin.ru

The status of an isolated population of Mediterranean Tortoise (*Testudo graeca nikolskii* Ckhikvadze et Tuniyev, 1986) in the Republic Abkhazia was explored during 2006 – 2008. Data on its distribution, ecology and external morphology are given. The results of our preliminary estimation of the population density and conservation problems are discussed.

Key words: *Testudo graeca*, distribution, Republic Abkhazia.

УДК 597.94:591.15

**НОВЫЕ ДАННЫЕ О МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
У МАЛОАЗИАТСКОГО ТРИТОНА
[*OMMATOTRITON OPHRYTICUS* (BERTHOLD, 1870)]
НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ АРЕАЛА**

С.Б. Туниев, Б.С. Туниев

*Сочинский национальный парк
Россия, 354000, Краснодарский край, Сочи, Московская, 21
E-mail: tuniev1@mail.ru; btuniyev@mail.ru*

Поступила в редакцию 03.11.2008 г.

Рассмотрена морфологическая изменчивость *Ommatotriton ophryticus* (Berthold, 1870) в Краснодарском крае и Республике Адыгея. Половой диморфизм по всем признакам морфометрии выявлен во всех исследованных популяциях. Самцы крупнее самок. В северо-западной части ареала *O. ophryticus* в радиальном направлении от среднегорья южного склона Западного Кавказа в районе горы Чугуш к северо-западу, северу и северо-востоку отмечена четкая тенденция уменьшения размеров тела животных.

Ключевые слова: малоазиатский тритон, географическая изменчивость, Северо-Западный Кавказ.

ВВЕДЕНИЕ

Ранее морфологическая изменчивость малоазиатского тритона (*Ommatotriton ophryticus*) была рассмотрена на трех транскавказских профилях, пересекающих Западный Кавказ в его наиболее высокой части (территория Кавказского заповедника) – от берега Чёрного моря до возвышенностей Кубанской равнины (Туниев, 1994). Было установлено отсутствие морфологических различий у животных западного профиля, в связи с четвертичной историей развития ландшафтов. Расположенное на западном профиле понижение Главного Кавказского хребта между вершинами Фишт (2868) и Чугуш (3240), известное как Колхидские Ворота, имеет местами высоту, не превышающую 1600 м. Колхидские Ворота служили в прошлом и остаются в настоящее время основным путём взаимообмена флоры и фауны Колхиды, с одной стороны, и Северного Кавказа – с другой. Даже принимая во внимание возможные плейстоценовые разрывы между северными и южными популяциями западного профиля, в настоящее время отмечается сплошное распространение *O. op-*

hryticus в данном секторе Западного Кавказа. Повышенные миграционные способности *O. ophryticus* и его склонность заселять ручьи либо использовать их как станции переживания (Туниев, Береговая, 1986; Беляев, 1989; Туниев, Туниев, 2006) приводят к частым обменам между соседними популяциями и нивелированию различий между ними. Если на западном профиле достоверных различий между выборками у *O. ophryticus* не было отмечено, то восточнее картина менялась. На центральном и, особенно, восточном профилях популяции двух склонов Главного Кавказского хребта уже разделены высокогорными поясами гребня. Этот разрыв не моложе плейстоценового возраста и животные среднегорных поясов сохранялись и развивались в условиях изолированных микрорефугиумов.

В целом для *O. ophryticus* было отмечено совпадение широтной и высотной изменчивости, выраженной в наличии наиболее крупных животных в среднегорье Главного Кавказского хребта, восточнее горы Чугуш, во всех направлениях от которого животные мельчают (Туниев, 1994).

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Однако оставался открытым вопрос, сохраняется ли эта тенденция вплоть до северо-западной границы ареала, или ранее наблюдалась частная картина на отдельном сегменте Западного Кавказа. Для восполнения имеющегося пробела в познаниях изменчивости вида нами был привлечен дополнительный материал с территории Краснодарского края и Республики Адыгея.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в 7 пунктах (рисунок, табл. 1), из которых наиболее важные северо-западные выборки из окрестностей гор Папай и Большое Псеушко так же, как и новая находка на горе Оштен, были включены в анализ впервые. Спиртовая коллекция хранится в научном отделе Сочинского национального парка.

Для изучения морфометрии малоазиатского тритона (168 особей) использовали стандартные промеры и индексы (Туниев, 1994) с последующей статистической обработкой («Статистика» 6.0). Все промеры выполнены С.Б. Туниевым штангенциркулем с точностью до 0.1 мм.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Морфометрические признаки и индексы изученных нами выборок приведены в табл. 2 – 4.

В направлении с запада (от г. Папай) на восток (до Тисо-самшитовой рощи) и с увеличением высоты у самок отмечено достоверное увеличение длины тела (L). По длине хвоста также просматривалась тенденция увеличения значения признака при распространении вида с запада на восток, но корреляция этого признака с изменением высоты не была отмечена. Тенденция увеличения значений признака с запада на восток и с увеличением высоты проявлялась и по длине передних конечностей. И наоборот, с распространением вида с запада (от г. Папай) на восток (до

Тисо-самшитовой рощи) отмечалось уменьшение длины головы. По длине задних конечностей четких тенденций отмечено не было. По соотношению длины передних и задних конечностей также отмечено увеличение значения при распространении вида в том же направлении. Таким образом, по большинству достоверно различающихся признаков у самок на северо-западе ареала, на отрезке от горы Папай к Фишт-Оштенскому массиву и далее к подножию горы Чугуш (ущелье р. Ачипсе), отмечалось увеличение значений (см. табл. 2, 3) и только по длине головы – уменьшение.

У самцов также просматривалось изменение морфометрических признаков в сторону увеличения их значений при распространении вида с запада на восток (от г. Папай к Тисо-самшитовой роще), но картина была не столь четкая, как у самок. Вероятно, это связано с меньшими объемами выборок самцов. Аналогично самкам, больший разброс в средних значениях имела длина задних конечностей (см. табл. 2, 4).

Половой диморфизм был отмечен во всех исследованных популяциях. Оказалось, что самцы достоверно крупнее самок по всем рассмотренным признакам, что соответствует литературным данным (Туниев,



Места сбора малоазиатского тритона (*Ommatotriton ophryticus*) на северо-западе ареала: 1 – гора Папай; 2 – гора Большое Псеушко; 3 – гора Фишт; 4 – гора Оштен; 5 – Камышанова поляна; 6 – р. Ачипсе; 7 – Тисо-самшитовая роща

Таблица 1

Место и время сбора выборок (популяций) малоазиатского тритона, использованных в работе

Номер выборки	Место сбора	Дата	Коллектор	Высота над уровнем моря, м
1	Краснодарский край, Северский район, окрестности горы Папай ($n = 25$)	04.2003	Туниева Г.А., Туниев С.Б.	150–200
2	Краснодарский край, Лазаревский район, окрестности с. Большое Псеушко, подножье горы Большое Псеушко ($n = 21$)	09.05.2004	Туниева Г.А., Туниев С.Б.	300
3	Краснодарский край, Апшеронский район, Лагонакское нагорье, окрестности биостанции «Камышанова поляна» ($n = 24$)	07.2002 07.2003 09.2003	Туниева Г.А., Островских С.В., Емтыль М.Х., Туниев С.Б.	1200
4	Республика Адыгея, восточный склон горы Оштен, озеро в Инструкторской щели ($n = 16$)	07.2004	Туниев Б.С., Туниев С.Б.	2000
5	Республика Адыгея, южный склон горы Фишт, озеро Воловье ($n = 10$)	06.2004	Туниев С.Б., Туниев Б.С.	1900
6	Краснодарский край, Адлерский район, бассейн р. Мзымта, ущелье р. Ачипсе ($n = 30$)	07.2000	Туниев Б.С.	600
7	Краснодарский край, Хостинский район, Тисо-самшитовая роща, балка Глубокая ($n = 42$)	06.2001	Туниев Б.С.	30

Таблица 2

Морфометрическая характеристика *Ommatotriton ophryticus* на северо-западе видового ареала (среднее и ошибка среднего)

Признаки	Номер выборки, кол-во экз.						
	№1, $n = 20$	№2, $n = 8$	№3, $n = 18$	№4, $n = 10$	№5, $n = 5$	№6, $n = 16$	№7, $n = 17$
Самки							
<i>L.</i>	59.2±0.56	57.4±0.43	60.8±0.72	61.1±1.02	65.2±1.15	65.8±0.82	64.9±1.52
<i>L.cd.</i>	55.5±0.89	59.4±0.40	56.2±1.05	53.7±1.46	63.8±1.60	61.3±1.36	61.8±0.94
<i>L.c.</i>	13.2±0.13	13.1±0.21	12.8±0.21	13.1±0.25	12.7±0.15	10.8±0.36	12.6±0.19
<i>P.a.</i>	21.2±0.29	20.8±0.49	23.3±0.76	22.1±0.41	26.1±0.38	25.3±0.38	25.2±0.20
<i>P.p.</i>	23.4±0.37	21.3±0.44	22.8±0.81	20.5±0.41	24.5±0.47	25.4±0.39	23.9±0.37
<i>L./L.cd.</i>	1.10±0.37	1.00±0.01	1.08±0.01	1.14±0.02	0.85±0.19	1.08±0.02	1.07±0.02
<i>(L.-L.c.)/L.c.</i>	3.50±0.03	3.40±0.05	3.80±0.08	3.70±0.08	4.20±0.04	5.09±0.07	4.15±0.09
<i>P.a./P.p.</i>	0.91±0.01	1.03±0.01	1.03±0.02	1.08±0.02	1.07±0.01	1.00±0.01	1.05±0.02
Самцы							
<i>L.</i>	67.2±1.12	62.1±0.50	66.1±1.33	62.3±1.80	69.5±1.08	70.7±0.69	72.2±0.77
<i>L.cd.</i>	72.6±1.74	62.1±0.22	66.3±2.91	60.2±1.37	68.2±1.10	69.9±1.27	79.6±1.02
<i>L.c.</i>	15.0±0.21	14.4±0.23	14.2±0.41	13.9±0.35	14.6±0.36	12.0±0.43	13.6±0.25
<i>P.a.</i>	28.4±0.90	26.1±0.51	30.1±0.56	24.2±0.77	28.4±0.54	30.4±0.52	32.8±0.58
<i>P.p.</i>	31.9±0.78	28.1±0.43	31.2±0.58	26.2±0.99	27.8±0.66	31.0±0.62	33.9±0.57
<i>L./L.cd.</i>	0.93±0.01	0.99±0.01	1.00±0.03	1.04±0.02	1.02±0.02	1.02±0.02	0.91±0.02
<i>(L.-L.c.)/L.c.</i>	3.49±0.08	3.33±0.05	3.66±0.07	3.48±0.13	3.75±0.10	4.89±0.06	4.31±0.08
<i>P.a./P.p.</i>	0.89±0.02	0.93±0.01	0.97±0.02	0.93±0.03	1.02±0.01	1.00±0.01	0.97±0.01

1982; Голубев, 1982; Vorikin et al., 2004). По индексам между выборками у самок отмечено меньше различий, чем у самцов, что связано с большими различиями длины тела и хвоста, передних и задних конечностей у самцов (табл. 5).

Распространение малоазиатского тритона на Западном Кавказе прослежено дос-

таточно полно. Самые западные находки отмечены нами на полуострове Абрау и в окрестностях Новороссийска и далее на восток по предгорным и горным районам непрерывный ареал простирается до первых вершин Главного и Передового хребтов (горы Тыбга, Джемарук, Чугуш), превышающих 3000 м н.у.м. Эти три вершины стоят на од-

Таблица 3

Межпопуляционные различия морфометрических показателей самок *Ommatotriton ophryticus* из разных мест сбора на северо-западе ареала

Выборки	Признаки								Выборки
	<i>L.</i>	<i>L.cd.</i>	<i>L.c.</i>	<i>P.a.</i>	<i>P.p.</i>	<i>L./L.cd.</i>	<i>(L.-L.c.)/L.c.</i>	<i>P.a./P.p.</i>	
1/2	*	***	н/д	н/д	**	н/д	н/д	***	1/2
1/3	н/д	н/д	н/д	*	н/д	н/д	**	***	1/3
1/4	н/д	н/д	н/д	н/д	***	н/д	*	***	1/4
1/5	***	***	*	*	н/д	н/д	***	***	1/5
1/6	***	**	***_	***	***	н/д	***	***	1/6
1/7	**	***	*	***	н/д	н/д	***	***	1/7
2/3	***	**	н/д	*	н/д	***	***	н/д	2/3
2/4	**	**	н/д	н/д	н/д	***	**	*	2/4
2/5	***	*	н/д	***	***	н/д	***	*	2/5
2/6	***	н/д	***	***	***	***	***	*	2/6
2/7	***	*	н/д	***	***	**	***	н/д	2/7
3/4	н/д	н/д	н/д	н/д	*	**	н/д	н/д	3/4
3/5	**	***	н/д	**	н/д	н/д	***	н/д	3/5
3/6	***	н/д	***	***	***	***	***	*	3/6
3/7	*	***	н/д	*	н/д	н/д	**	н/д	3/7
4/5	*	***	н/д	***	***	н/д	***	н/д	4/5
4/6	**	***	***	***	***	н/д	***	***	4/6
4/7	*	***	н/д	***	***	*	***	н/д	4/7
5/6	н/д	н/д	***_-	н/д	н/д	н/д	***	***	5/6
5/7	н/д	н/д	н/д	*	н/д	н/д	н/д	н/д	5/7
6/7	н/д	н/д	***	н/д	**	н/д	***	*	6/7

Примечание. Уровни значимости: * – ($P < 0.05$), ** – ($P < 0.01$), *** – ($P < 0.001$), (н/д) – нет достоверных отличий.

ной поперечной линии, за которой единый ареал *O. ophryticus* разделяется на две ветви – участки северного и южного макросклонов Западного Кавказа, изолированные альпийским и нивальным поясами гребня хребта. При этом северная ветвь значительно уже и короче; в восточном направлении ареал вида оттесняется в предгорья в высотном диапазоне 600 – 1000 м н.у.м. О северо-восточном пределе ареала на Западном Кавказе единого мнения нет и вид указывается вплоть до верховий р. Кубань. Нам достоверно известно обитание *O. ophryticus* по р. Большой Зеленчук до Архыза включительно. Однако уже в долине р. Теберда найти животных не удалось. Кроме того, известно о наличии изолированной популяции на Ставропольской возвышенности (Высотин, Тертышников, 1988), причем указание с горы Стрижамент

ошибочно, этот вид интродуцирован в озеро Кравцово (Bogkin et al., 2004). Южная ветвь ареала вида продолжается непрерывным массивом до восточной Грузии (Туниев и др., 1986).

Картина изменчивости вида на восточном пределе ареала остается невыясненной. Однако можно уже с уверенностью говорить об уменьшении размеров тела в северо-западной части ареала от среднегорья южного склона Западного Кавказа по направлению на северо-запад, север и северо-восток. Наиболее мелкие тритоны в анализируемых выборках отмечены с горы Папай. Мелкими размерами отличались также наблюдавшиеся нами особи *O. ophryticus* из краевых популяций в окрестностях Хадыженска, горы Облего, Свирской Щели, Горячего Ключа, хребта Герпегем и Архызского ущелья.

Таблица 4

Межпопуляционные различия морфометрических показателей самцов *Ommatotriton ophryticus* из разных мест сбора на северо-западе ареала

Выборки	Признаки								Выборки
	<i>L.</i>	<i>L.cd.</i>	<i>L.c.</i>	<i>P.a.</i>	<i>P.p.</i>	<i>L./L.cd.</i>	$(L.-L.c.)/L.c.$	<i>P.a./P.p.</i>	
1/2	***	***	н/д	*	***	***	н/д	н/д	1/2
1/3	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	*	1/3
1/4	*	***	*	**	**	***	н/д	н/д	1/4
1/5	н/д	н/д	н/д	н/д	**	**	н/д	***	1/5
1/6	*	н/д	***	н/д	н/д	***	***	***	1/6
1/7	***	**	***	***	*	н/д	***	***	1/7
2/3	*	н/д	н/д	***	***	н/д	**	н/д	2/3
2/4	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	*	н/д	н/д	2/4
2/5	***	***	н/д	**	н/д	н/д	**	***	2/5
2/6	***	***	***	***	***	н/д	***	***	2/6
2/7	***	***	*	***	***	***	***	**	2/7
3/4	н/д	н/д	н/д	***	**	н/д	н/д	н/д	3/4
3/5	н/д	н/д	н/д	н/д	**	н/д	н/д	*	3/5
3/6	**	н/д	**	н/д	н/д	н/д	***	н/д	3/6
3/7	***	***	н/д	**	**	*	***	н/д	3/7
4/5	**	**	н/д	**	н/д	н/д	н/д	*	4/5
4/6	***	***	***	***	***	н/д	***	*	4/6
4/7	***	***	н/д	***	***	***	***	н/д	4/7
5/6	н/д	н/д	***	**	*	н/д	***	н/д	5/6
5/7	н/д	***	*	***	***	***	***	**	5/7
6/7	н/д	***	**	**	***	***	***	***	6/7

Примечание. Уровни значимости: * – ($P < 0.05$), ** – ($P < 0.01$), *** – ($P < 0.001$), (н/д) – нет достоверных отличий.

Таблица 5

Половой диморфизм по *t*-критерию Стьюдента в популяциях *Ommatotriton ophryticus* на северо-западе ареала

Признак	Номер выборки						
	№1	№2	№3	№4	№5	№6	№7
<i>L.</i>	6.40***	7.12***	3.51**	0.58	2.72*	4.58***	4.29***
<i>L.cd.</i>	8.77***	5.87***	3.27**	3.25**	2.27	4.62***	12.81***
<i>L.c.</i>	7.20***	4.33***	3.04**	1.86	4.87**	2.14*	3.23**
<i>P.a.</i>	7.66***	7.46***	7.23***	2.41*	3.48*	7.97***	12.46***
<i>P.p.</i>	9.88***	10.97***	8.48***	5.33***	4.07**	7.67***	14.71***
<i>L./L.cd.</i>	0.46	0.71	2.67*	3.57**	0.89	2.14*	5.71***
$(L.-L.c.)/L.c.$	0.11	1.00	1.27	1.47	4.09**	2.22*	1.33
<i>P.a./P.p.</i>	0.50	7.14***	2.14*	4.17***	3.57*	0	4.00***

Примечание. * – различия достоверны на 5%-ном уровне значимости, ** – на 1%-ном уровне значимости, *** на 0.1%-ном уровне значимости.

Сравнение полученных нами данных по морфометрии с материалами А.Г. Высокотина и М.Ф. Тертышникова (1988) с Центрального Предкавказья (северо-восточная граница распространения вида на северном макросклоне Большого Кавказа) также под-

твердило общую тенденцию уменьшения размеров животных, обитающих на Западном Кавказе от горы Чугуш к периферии ареала.

Размерные величины животных в одних и тех же популяциях могут отличаться даже год от года (Пескова, Вафис, 2006), но

в указанном случае (Камышанова поляна) могло иметь место прямое воздействие человека. Расположенная на Камышановой поляне биостанция Кубанского университета является местом ежегодной практики студентов и понятно, что при отлове половозрелых особей на следующий год в водоемах отмечались достигшие половозрелости, но не максимальных размеров молодые особи.

В любом случае уменьшение размеров животных от региона наиболее типично развитых колхидских ландшафтов к субсредиземноморским и средиземноморским ландшафтам периферии свидетельствует о направлениях пессимума ареала. Важно отметить, что в водоемах субсредиземноморских ландшафтов (Известняковая щель, Свирская щель Лазаревского района Сочи) *O. ophryticus* находятся до конца августа, причем животные сохраняют брачный наряд, тогда как в колхидских ландшафтах на тех же гипсометрических отметках (Тисо-самшитовая роща, Хостинский район Сочи) тритоны покидают водоемы уже в конце мая.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. По совокупности достоверно различающихся признаков морфометрии у самок малоазиатского тритона на северо-западе ареала, от горы Папай к горе Чугуш (т.е. с запада на восток), отмечается увеличение значений длины хвоста (*L.cd*), длины передней конечности (*P.a*), длины тела (*L.*).

2. У самцов малоазиатского тритона в северо-западной части ареала также просматривается изменчивость морфометрических признаков в сторону увеличения их значений к востоку, но картина не столь четкая, как у самок.

3. Половой диморфизм отмечен во всех исследованных популяциях, причём самцы имеют большую длину всех частей тела по сравнению с самками.

4. В северо-западной части ареала *O. ophryticus* в направлении от среднегорья южного склона Западного Кавказа в районе горы Чугуш к северо-западу, северу и северо-востоку отмечена четкая тенденция уменьшения размеров тела.

Благодарности

Авторы выражают благодарность С.В. Островских, М.Х. Емтылю за помощь в сборе материала; Г.А. Туниевой за помощь в сборе материалов и в подготовке публикации, а также С.Н. Литвинчуку за критическую оценку рукописи и замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беляев А.А. 1989. Малоазиатский тритон // Природа. № 2. С. 35 – 37.

Высотин А.Г., Тертышников М.Ф. 1988. Земноводные Ставропольского края // Животный мир Предкавказья и сопредельных территорий. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. С. 91 – 95.

Голубев Н.С. 1982. Данные по экологии малоазиатского тритона // Экология. №1. С. 83 – 84.

Пескова Т.Ю., Вафис А.А. 2006. Размеры малоазиатского тритона из горных районов Западного Кавказа // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Краснодар: Изд-во Кубан. гос. ун-та. С. 71 – 73.

Туниев Б.С. 1982. К размножению малоазиатского тритона // Вестн. зоол. (Киев). №2. С. 69 – 70.

Туниев Б.С., Бакрадзе М.А., Береговая С.Ю. 1986. О распространении и экологии малоазиатского тритона, *Triturus vittatus* (Jenyns, 1835) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 158. С. 161 – 169.

Туниев Б.С., Береговая С.Ю. 1986. Симпатрические амфибии тисо-самшитовой рощи // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 157. С. 136 – 151.

Туниев Б.С., Туниев С.Б. 2006. Герпетофауны Фишт-Оштенского массива и Лагонакского нагорья Кавказского государственного природного биосферного заповедника // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации / Сочинский научно-исследовательский центр РАН. Сочи. С. 193 – 204.

Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Zuiderwijk A. 2004. *Triturus vittatus* (Gray, 1835) – Bandmolch // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Bd. 4/IIA. Wiebelsheim: AULA-Verlag. S. 5 – 53.

Tuniyev B.S. 1994. Peculiarities of variation of the spotted newt *Triturus vulgaris lantzi* Wolt., crested newt *T. cristatus karelinii* Str., and the banded newt *T. vittatus ophryticus* Berth. in the Western Caucasus // Russian J. of Herpetology, Moscow. Vol. 1, № 2. P. 143 – 160.

С.Б. Туниев, Б.С. Туниев

**NEW DATA ON MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF BANDED NEWT
[*OMMATOTRITON OPHRYTICUS* (BERTHOLD, 1870)]
ON THE NORTH-WEST OF ITS DISTRIBUTIONAL AREA**

S.B. Tuniyev and B.S. Tuniyev

Sochi National Park
21 Moskovskaya Str., Sochi 354000, Krasnodar Region, Russia
E-mail: tuniev1@mail.ru; btuniyev@mail.ru

The morphological variability of *Ommatotriton ophryticus* (Berthold, 1870) was studied in the Krasnodar Region and Republic Adygeya. Sexual dimorphism in all the morphological characters has been revealed within all the surveyed populations. Males are larger than females. In the north-western part of the *O. ophryticus* habitat we have found a clear tendency of body size reduction in the radial direction from the middle mountain belt of the southern slope of Western Caucasus (mt. Chugush) to the north-west, north, and northeast.

Key words: banded newt, geographical variation, North-Western Caucasus.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 598.112

ASPIDORHINUS EICHWALD, 1841 – ВАЛИДНОЕ ПОДРОДОВОЕ НАЗВАНИЕ ДЛЯ ВИДОВОЙ ГРУППЫ *EREMIAS VELOX* (SAURIA, LACERTIDAE)

А.В. Барабанов

Зоологический институт РАН
Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1
E-mail: lacerta@zin.ru

Поступила в редакцию 10.12.2008 г.

Обсуждаются некоторые номенклатурные проблемы рода *Eremias*. Показано, что *Dimorphea* Eremchenko, 1999 – младший синоним *Aspidorhinus* Eichwald, 1841, поэтому именно последнее название следует использовать в качестве валидного подродового для группы видов *Eremias velox*. Приведен список видов, входящих в данный подрод.

Ключевые слова: *Eremias (Aspidorhinus)* stat. nov., *Dimorphea* syn. nov., *Eremias velox*, Lacertidae, номенклатура.

На протяжении вот уже двух веков ящурки (*Eremias* Fitzinger in Wiegmann, 1834) являются одной из наиболее сложных таксономических групп в семействе Lacertidae. После выхода последней ревизии рода (Щербак, 1974) прошло более 30 лет, но до сих пор описываются новые виды и остается много нерешенных вопросов, касающихся статуса отдельных форм и взаимоотношений внутри рода (см. Орлова, 2008).

В своей работе Н. Н. Щербак (1974), считавший вслед за Г.А. Буланже (Boulenger, 1918) типовым видом рода *Eremias velox* (Pallas, 1771), выделил 5 видовых группировок, придав им статус подродов. Это *Eremias sensu stricto* (группа *E. velox*), *Ommateremias* Lantz, 1928 (группа *E. arguta*), *Pareremias* Szczerbak, 1973 (группа *E. multiocellata*), *Rhabderemias* Lantz, 1928 (группа *E. scripta* – *E. lineolata*) и *Scapteira* Fitzinger in Wiegmann, 1834 (группа *E. grammica*). Впоследствии это разделение было подтверждено Е.Н. Арнольдом (Arnold, 1986), однако в некоторых работах эти группы рассмат-

лись в качестве самостоятельных родов (Welch, 1983; Welch et al., 1990). Несколько позже ряд авторов (Leviton et al., 1992; Zhao, Adler, 1993) отметили, что типовым видом рода *Eremias* следует считать не *E. velox*, а *E. arguta* (Pallas, 1773).

Действительно, в первоописании типовой вид указан не был (Fitzinger in Wiegmann, 1834; цит. по Ерёмченко, 1999), и лишь Леопольд Фитцингер (Fitzinger, 1843: 21) обозначил в качестве такового «*Eremias variabilis*. Fitz.» (= *E. arguta* в современном понимании). В данном случае название *Ommateremias* Lantz, 1928 следует рассматривать лишь как младший объективный синоним *Eremias* Fitzinger in Wiegmann, 1834, поскольку оба они основаны на одном и том же типовом виде. В связи с этим для обозначения группы видов *E. velox* потребовалось новое подродовое название. В.К. Ерёмченко (1999) предложил для этих ящурок название *Dimorphea*. Однако еще в 1841 г. Эдуард Эйхвальд (Eichwald, 1841) описал новый род ящериц *Aspidorhinus*. Типовым видом этого

рода по монотипии является *Aspidorhinus gracilis* (= *Lacerta gracilis* Eichwald, 1831), который сейчас рассматривается в качестве младшего синонима *Eremias velox* (Щербак, 1974). В соответствии с принципом приоритета валидным (действительным) названием таксона (в данном случае подрода) является только старейшее из пригодных названий (Международный кодекс..., 2000, ст. 23). Таким образом, корректным подродовым названием для группы *E. velox* в нашем случае может быть только наиболее старое название *Aspidorhinus* Eichwald, 1841, stat. nov., а *Dimorphea* Eremchenko, 1999 следует считать младшим синонимом этого названия.

На настоящий момент подрод *Aspidorhinus* включает в себя следующие виды: *Eremias (Aspidorhinus) afghanistanica* Böhme et Scerbak, 1991, comb. nov.; *Eremias (Aspidorhinus) lalezharica* Moravec, 1994, comb. nov.; *Eremias (Aspidorhinus) montanus* Rastegar-Pouyani et Rastegar-Pouyani, 2001, comb. nov.; *Eremias (Aspidorhinus) nigrolateralis* Rastegar-Pouyani et Nilson, 1998, comb. nov.; *Eremias (Aspidorhinus) nikolskii* Bedriaga in Nikolsky, 1905, comb. nov.; *Eremias (Aspidorhinus) novo* Rastegar-Pouyani et Rastegar-Pouyani, 2006, comb. nov.; *Eremias (Aspidorhinus) persica* Blanford, 1875, comb. nov.; *Eremias (Aspidorhinus) regeli* Bedriaga in Nikolsky, 1905, comb. nov.; *Eremias (Aspidorhinus) strauchi* Kessler, 1878, comb. nov.; *Eremias (Aspidorhinus) suphani* Basoglu et Hellmich, 1968, comb. nov. и *Eremias (Aspidorhinus) velox* (Pallas, 1771), comb. nov.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Еремченко В.К. 1999. Номенклатура азиатских ящурок *Eremias* Wiegmann, 1834 в связи с процедурой последующего обозначения монотипии (*Sauria: Lacertidae*) // Изв. Академии наук

Республики Кыргызстан. Сер. Химико-технологические и биологические науки. № 1. С. 73 – 74.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. 2000. 4-е изд. СПб. 221 с.

Орлова В.Ф. 2008. Таксономическое разнообразие ящурок рода *Eremias* (*Sauria, Lacertidae*): история вопроса и современное состояние проблемы // Вопросы герпетологии: Материалы III съезда Герпетол. о-ва им. А.М. Никольского / Зоол. ин-т РАН. СПб. С. 328 – 336.

Щербак Н.Н. 1974. Ящурки Палеарктики. Киев: Наук. думка. 296 с.

Arnold E.N. 1986. The hemipenis of lacertid lizards (*Reptilia: Lacertidae*): structure, variation and systematic implications // *J. of Natural History*. Vol. 20. P. 1221 – 1257.

Boulenger G.A. 1918. A synopsis of the lizards of the genus *Eremias* // *J. of Zoological Research*. Vol. 3. P. 1 – 12.

Eichwald E. 1841. Fauna Caspio-Caucasia nonnullis observationibus novis. Petropoli. 233 p.

Fitzinger L.J.F.J. 1843. Systema reptilium. Fasciculus primus. Amblyglossae. Braunmüller et Seidel Bibliopolas. Vindobonae. 106 p.

Leviton A.E., Anderson S.C., Adler K., Minton S.A. Handbook to Middle East amphibians and reptiles / Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Oxford, 1992. 252 p.

Welch K.R.G. 1983. Herpetology of Europe and Southwest Asia: A Checklist and Bibliography of the Orders Gymnophiona and Urodela. Malabar: Robert E. Krieger Publishing Co. 135 p.

Welch K.R.G., Cooke P.S., Wright A.S. 1990. Lizards of the Orient: a checklist. Malabar: Robert E. Krieger Publishing Co. 162 p.

Wiegmann A.F.A.H. 1834. Herpetologia Mexicana, seu Descriptio Amphibiorum Novae Hispaniae. Saurorum Species [pars prima ed.]. Sump-tibus C.G. Luderitz, Berlin. 54 p.

Zhao E.-M., Adler K. 1993. Herpetology of China / Society for the Study of Amphibians and Reptiles, in cooperation with Chinese Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Oxford, Ohio. 521 p.

ASPIDORHINUS EICHWALD, 1841 – ВАЛИДНОЕ ПОДРОДОВОЕ НАЗВАНИЕ

**ASPIDORHINUS EICHWALD, 1841 AS A VALID SUBGENERIC NAME
FOR EREMIAS VELOX SPECIES GROUP (SAURIA, LACERTIDAE)**

A.V. Barabanov

*Department of Herpetology, Zoological Institute, Russian Academy of Sciences
1 Universitetskaya Nab., St. Petersburg 199034, Russia
E-mail: lacerta@zin.ru*

Some nomenclature problems of the *Eremias* (Sauria, Lacertidae) genus are discussed. *Aspidorhinus* Eichwald, 1841 is shown to be a senior synonym of *Dimorphea* Eremchenko, 1999 and so should be a valid subgeneric name for the *Eremias velox* species group. A list of the subgenus' species is given.

Key words: *Eremias (Aspidorhinus)* stat. nov., *Dimorphea* syn. nov., *Eremias velox*, Lacertidae, nomenclature.

**О ПАРАЗИТЕ АМФИБИЙ *LUCILIA BUFONIVORA*
(INSECTA, DIPTERA, CALLIPHORIDAE) В ТАМБОВСКОЙ ОБЛАСТИ****Г.А. Лада**

Тамбовский государственный университет им. Г.Р. Державина
Россия, 392000, Тамбов, Интернациональная, 33
E-mail: esculenta@mail.ru

Поступила в редакцию 10.01.2009 г.

Сообщается о нахождении паразита амфибий *Lucilia bufonivora* в Тамбовской области. Жарким и сухим летом 2002 года было отмечено три случая миаза у двух видов бесхвостых земноводных – остромордой лягушки (*Rana arvalis*) и серой жабы (*Bufo bufo*) – в двух местах Тамбовской области (Хоботовский лесхоз в Первомайском районе и окрестностях Тамбова).

Ключевые слова: амфибии, паразитизм, *Lucilia bufonivora*, миаз, Тамбовская область.

Миаз – заболевание амфибий, вызываемое личинками мух, известно с 1860-х гг. (Порчинский, 1898). В 1876 г. был описан возбудитель этой болезни – муха-лягушкоедка, *Lucilia bufonivora* Moniez, 1876. За сравнительно короткое время (1876 – 1898) был накоплен определенный материал, показывающий географическое распространение этого заболевания, его встречаемость среди различных амфибий Европы, детально описан ход болезни и выявлены различные пути заражения животных паразитами (Порчинский, 1898).

Первые сведения о паразитировании личинок *L. bufonivora* на бесхвостых амфибиях нашей страны содержались в работах И.А. Порчинского (1898) и А.А. Силантьева (1898). Опубликованные в одном и том же 1898 г., они базировались на материалах, полученных в совершенно разных местах европейской части России. И.А. Порчинский (1898) зарегистрировал это явление в 1896 и 1897 гг. у бурых лягушек (*Rana temporaria* и, вероятно, *R. arvalis*) в окрестностях г. Павловск Ленинградской области. А.А. Силантьев (1898) отметил миаз в 1896 г. у обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) близ с. Хреновое Воронежской области. Важно отметить, что лето 1896 г. характеризовалось в России крайне засушливыми погодными условиями.

В.И. Гаранин (1971) упомянул факт паразитирования *L. bufonivora* на обыкновенной чесночнице (*P. fuscus*) и зеленой жабе (*Bufo viridis*) в устьевом участке р. Кама. Позже (Гаранин, Шалдыбин, 1976) было дано более подробное описание этого явления, обнаруженное в Волжско-Камском заповеднике: миаз был указан уже для четырех видов бесхвостых земноводных – обыкновенной чесночницы (*P. fuscus*), серой (*Bufo bufo*) и зеленой (*B. viridis*) жаб, а также остромордой лягушки (*R. arvalis*). Заболевание регистрировалось в 1951 – 1958 и 1971 – 1973 годы.

А.И. Масалькин (1997) наблюдал это явление в разные годы (1977, 1982, 1992, 1996) у трех видов Апуга – обыкновенной чесночницы (*P. fuscus*), остромордой (*R. arvalis*) и прудовой (*Rana lessonae*) лягушек – на территории Воронежского заповедника.

Полевые исследования и сбор материала по изучению амфибий осуществлялись мной в течение 27 лет – с 1982 по 2008 г. Наиболее продолжительные и детальные наблюдения проводились в Тамбовской области и Центральном Черноземье в целом. Однако в общей сложности собственными полевыми исследованиями была охвачена территория 27 административно-территориальных регионов России, Украины, Молдавии и Белоруссии. Общий объем материала, собран-

ного на этой огромной территории, составил более 30000 особей 12 видов земноводных. Каждый из этих экземпляров был тщательно осмотрен на предмет наличия или отсутствия внешне выраженных аномалий, болезней и т. д.

Все амфибии, пораженные личинками лягушкоедки, были найдены в Тамбовской области в 2002 году. В общей сложности зарегистрированы три случая заболевания.

В последней декаде июня 2002 г. в Хоботовском лесхозе (Первомайский район Тамбовской области) были найдены серая жаба (*B. bufo*) и остромордая лягушка (*R. arvalis*) с явными признаками болезни. Жаба (взрослая самка) была встречена днем. На ее правой паротиде была обнаружена вскрывшаяся язва, в которой находились личинки мухи. Вдоль хребта амфибии, от области затылочного отверстия и до крестца, располагалась кладка яиц лягушкоедки в виде полосы шириной 5 – 7 мм. Остромордая лягушка (взрослая самка) также была встречена днем. На голове животного имелись две открытые язвы в области ноздрей, а между глазами находилась огромная полость, дном которой являлась крыша черепа. Оба экземпляра (жаба и лягушка) были зафиксированы и хранятся в коллекции зоологического музея Тамбовского государственного университета.

Еще один экземпляр остромордой лягушки (взрослая самка), пораженный миазом, был обнаружен в августе 2002 г. под Тамбовом. Лягушка была встречена днем передвигающейся короткими и неуверенными прыжками, благодаря необычному характеру которых она, собственно, и обратила на себя внимание. На опасность в лице человека лягушка практически не реагировала. На ее голове были язвы, сходные с описанными у предыдущего экземпляра и типичные для картины поражения личинками *L. bufonivora*. Эта лягушка была помещена в террариум, где погибла примерно через сутки, после чего личинки полностью объели мягкие ткани на ее останках, оставив только скелет.

Накопленный материал позволяет сделать следующие выводы.

1. Географически заболевание охватывает территорию от Испании на западе до Поволжья на востоке и встречается в регионах с различными климатическими условиями (Zumpt, 1965; Гаранин, Шалдыбин, 1976).

2. Болезнь, как правило, отмечается в годы с жаркими и сухими погодными условиями (Порчинский, 1898; Силантьев, 1898; Гаранин, Шалдыбин, 1976; наши данные).

3. Личинки паразита отмечены в природе у 9 видов бесхвостых амфибий, в том числе у жабы-повитухи (*Alytes obstetricans*), обыкновенной чесночницы (*P. fuscus*), обыкновенной квакши (*Hyla arborea*), серой (*B. bufo*), камышовой (*B. calamita*) и зеленой (*B. viridis*) жаб, травяной (*R. temporaria*), остромордой (*R. arvalis*) и прудовой (*R. lessonae*) лягушек (Гаранин, Шалдыбин, 1976; Масалыкин, 1997; Brumpt, 1934; Zumpt, 1965).

4. Заболевание, как правило, носит летальный характер. Однако известны отдельные случаи выздоровления животных (Порчинский, 1898). Не исключено, что подобных случаев в реальности бывает заметно больше, но далеко не все из них становятся известными исследователям.

5. В некоторых местах заболевание носило массовый характер и, безусловно, оказалось существенным фактором снижения численности бесхвостых земноводных (Порчинский, 1898; Гаранин, Шалдыбин, 1976). Напротив, в Тамбовской области миаз амфибий проявлялся в виде отдельных случаев и не приводил к резким негативным последствиям для видовых популяций амфибий.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект №08-04-00945).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гаранин В.И. 1971. К вопросу о динамике численности земноводных и пресмыкающихся // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Казань: Изд-во Казан. ун-та. Т. 3. С. 79 – 93.

Гаранин В.И., Шалдыбин С.Л. 1976. О паразитировании личинок мухи *Lucilia bufonivora*, Moniez, 1876, на бесхвостых амфибиях // Паразитология. Т. 10, вып. 3. С. 285 – 288.

Г.А. Лада

Масалыкин А.И. 1997. К распространению и биологии паразита амфибий *Lucilia bufonivora* на территории Воронежского заповедника // Проблемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов: Материалы науч.-практ. конф. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та. С. 153.

Порчинский И.А. 1898. О зеленых мухах (*Lucilia*) в связи с явлением местного вымирания лягушек и жаб // Тр. Русского энтомологическо-

го о-ва в Санкт-Петербурге. Т. 32. С. 225 – 279.

Силантьевъ А.А. 1898. Зоологическія изслѣдованія на участкахъ экспедиціи лесного департамента. 1894 – 96 годовъ. СПб.: Типографія Е. Евдокимова. 222 с.

Brumpt E. 1934. Recherches expérimentales sur la biologie de la *Lucilia bufonivora* (I) // Annal. parasitolog. Hum. comp. Т. 12, № 2. P. 81 – 97.

Zumpt F. 1965. Myiasis in man and animals in the Old World. London. 267 p.

**ON AMPHIBIAN PARASITE *LUCILIA BUFONIVORA*
(INSECTA, DIPTERA, CALLIPHORIDAE) IN TAMBOV REGION**

G.A. Lada

*Tambov State University named after G.R. Derzhavin
33 Internatsionalnaya Str., Tambov 392000, Russia
E-mail: esculenta@mail.ru*

Occurrences of the amphibian parasite *Lucilia bufonivora* in the Tambov region are reported. Three records of myiasis in two species of anuran amphibians, namely, moor frog (*Rana arvalis*) and common toad (*Bufo bufo*), were registered in two localities within the Tambov region (Khabotovo Forestry in Pervomaysk district, and the vicinity of Tambov City) in the hot and dry summer of 2002.

Key words: amphibians, parasitism, *Lucilia bufonivora*, myiasis, Tambov region.

УДК 597.851(470.318)

**МАТЕРИАЛЫ ПО ИЗУЧЕНИЮ ИЗМЕНЧИВОСТИ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ
ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA TEMPORARIA*)
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ РАЗМЕРОВ ТЕЛА**

А.Б. Ручин¹, С.К. Алексеев²

¹ *Мордовский государственный университет
Россия, 430000, Саранск, Большевикская, 68
E-mail: sasha_ruchin@rambler.ru*

² *Калужское общество изучения природы
Россия, 248600, Калуга, Старообрядческий пер., 4*

Поступила в редакцию 10.01.2009 г.

Изучен спектр питания разновозрастных групп травяной лягушки *Rana temporaria*, обитающей в широколиственном лесу Калужской области. Установлено, что с увеличением размеров лягушек в их пищевом рационе увеличивается встречаемость и относительное количество Opiliones, Tipulidae и Carabidae. В пище мелких лягушек преобладают небольшие по размеру беспозвоночные (Gastropoda, Aranei, Acarina, Collembola и др.). У лягушек средних размеров основная часть пищевого комка состояла из Oligochaeta, Gastropoda, Isopoda, Aranei и др. Зависимость числа объектов в пищевом комке лягушек от длины тела потребителей выражается слабой прямой корреляцией ($r = 0.273$).

Ключевые слова: Anura, *Rana temporaria*, питание, беспозвоночные животные.

В лесной зоне европейской части России травяная лягушка (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) встречается в разнообразных биотопах: под пологом леса, в кустарниках, на полянах, сухих и заболоченных лугах, болотах и в антропогенных ландшафтах различных типов (Кузьмин, 1999). Например, в Калужской области травяная лягушка обычна, а в некоторых местообитаниях многочисленна (Кунаков, 1979). В большинстве биоценозов региона она является доминантом, но наибольшей численности достигает в широколиственных лесах (Завгородний, 2001). Ранее (Ручин, Алексеев, 2008 а) мы приводили результаты изучения питания этого вида, обитающего в различных типах леса в пределах Калужской области. Было показано, что трофический спектр состоит из нескольких групп беспозвоночных животных, в основном обитающих в наземном и травянистом ярусе. В данной работе рассматривается изменчивость спектра питания травяной лягушки, обитающей в широколи-

ственном лесу, в зависимости от размеров ее тела.

Материал собирали попутно с энтомологическими исследованиями в мае – августе 1995 – 1997 гг. в Калужской области в широколиственном лесу. Амфибий отлавливали модифицированными ловушками Барбера (диаметр горлышка 80 мм, объем около 1200 мл) с полиэтиленовыми навесиками на проволочном каркасе. Всего было установлено 30 ловушек в линию через каждые 10 м. В ловушки заливали 2%-ный раствор формалина. Во всех случаях пищевые объекты по возможности определяли до вида. Когда определение было затруднено, объект относили к тому или иному роду, или семейству (в дальнейшем все идентифицированные объекты «доводили» до одного систематического ранга). Использовались обычные определители по беспозвоночным (Определитель насекомых..., 1965; Мамаев и др., 1976; Негроров, Черненко, 1989; Горностаев, 1998). В общей сложности обработано 86 осо-

бей травяной лягушки. Для определения размерно-возрастных изменений спектра питания было условно выделено 3 класса особей по длине тела: 23 – 29 мм (мелкие особи), 38 – 45 мм (средние) и 54 – 76 мм (крупные). Рассчитывали встречаемость (количество особей, у которых в желудке найден данный объект питания, выраженное в процентах) и относительное количество (количество объектов данного вида или группы по отношению к общему числу объектов питания, выраженное в процентах).

Основная доля объектов питания (до 90%) приходилась на членистоногих. Остальную часть пищевого комка занимали кольчатые черви (олигохеты) и моллюски (брюхоногие, в основном с улитки с твердыми покровами) (таблица). Сходные пищевые объекты встречались у травяной лягушки и в других регионах (Иноземцев, 1969; Лебединский, 1979; Гаранин, 1983; Рыжович, 1985; Борисовский, 1999; Ручин, Алексеев, 2008 б).

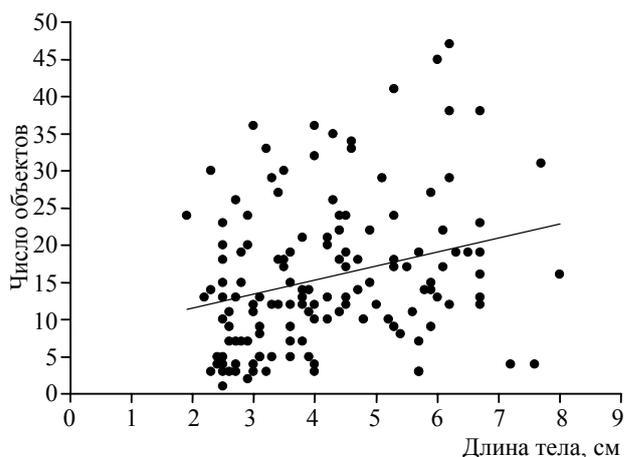
Определенная зависимость была выявлена в отношении некоторых групп кормов для различных по длине тела лягушек. Так, дождевых червей в наибольшем количестве потребляли средние особи, а брюхоногих – крупные амфибии. С увеличением размеров лягушек в их пищевом рационе наряду с встречаемостью увеличивается относительное количество сенокосцев (от 1.95 до 9.59%), комаров-долгоножек (от 2.28 до 6.77%) и жуужелиц. В рационе первых двух групп увеличивается и число более крупных таксономических единиц (паукообразных и двукрылых соответственно). С увеличением размеров амфибий также повышается число потребленных имаго жуужелиц, причем их количество становится довольно значительным: у средних по размеру оно достигает 3.49%, у крупных – вдвое больше (7.71%). Жуужелицы представлены обычными видами: *Patrobus atrorufus*, *Pterostichus oblongopunctatus*, *Pt. strenuus*, *Leistus terminatus*, *Trechus secalis* (у лягушек средних размеров), *Pt. oblongopunctatus*, *Pt. melanarius*, *Badister bullatus*, *Platynus assimilis*, *Calathus*

micropterus, *Harpalus laevipes* (у крупных лягушек).

В пище мелких лягушек преобладают небольшие беспозвоночные (гастроподы, пауки, клещи, коллемболы, сеноеды, равнокрылые, наездники-ихневмониды, в сумме 53.41%), которые в пище крупных амфибий представлены в небольших количествах или вообще отсутствуют. У этого размерного класса не встречены представители многих семейств жуков и жалящих перепончатокрылых.

У лягушек средних размеров основная часть пищевого комка состояла из олигохет, гастропод, равноногих, пауков, коллембол, цикад, стафилинид, двукрылых (в сумме 77.16%). В пище крупных лягушек спектр потребляемых объектов становится шире и появляется значительно больше групп насекомых (см. таблицу).

Мы попытались выяснить, зависит ли число потребляемых объектов у травяных лягушек от размеров тела (рисунок). Оказалось, что наблюдается слабая прямая корреляция ($r = 0.273$). Следовательно, можно констатировать, что с увеличением размеров тела лягушки «переходят» на потребление более крупных объектов и расширяют свой рацион за счет нескольких групп насекомых (в основном жуков, личинок бабочек) (см. таблицу).



Зависимость числа объектов в пищевом комке травяной лягушки от длины тела особей

МАТЕРИАЛЫ ПО ИЗУЧЕНИЮ ИЗМЕНЧИВОСТИ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ

Спектр питания травяной лягушки разных размерных классов

Таксон добычи	Длина тела, мм					
	23 – 29		38 – 45		54 – 76	
	Встречаемость, %	Относительное кол-во, %	Встречаемость, %	Относительное кол-во, %	Встречаемость, %	Относительное кол-во, %
Annelida (Oligochaeta)	24.1	2.93	46.4	6.53	20.7	1.69
Mollusca (Gastropoda)	41.4	7.16	35.7	5.50	55.2	9.39
Arthropoda	100	89.91	100	87.97	100	88.92
Crustacea (Isopoda)	6.9	0.65	21.4	10.23	13.7	2.07
Arachnida	69.0	17.91	82.1	21.35	72.4	21.43
Opiliones	17.2	1.95	21.4	2.83	44.8	9.59
Aranei	37.9	6.19	78.6	18.30	62.1	11.28
Acarina	34.5	9.77	10.7	0.22	6.9	0.56
Myriapoda	17.2	2.27	21.4	1.71	51.7	4.14
Diplopoda	3.4	0.97	10.7	0.84	48.3	3.95
Chilopoda	13.8	1.30	14.3	0.87	3.4	0.19
Insecta	100	69.08	100	54.68	100	61.28
Collembola	41.4	17.92	39.3	9.59	6.9	0.94
Psocodea	17.2	2.28	7.1	0.65	–	–
Homoptera	37.9	7.16	39.3	4.58	34.5	4.88
Auchenorrhyncha	31.0	4.88	35.7	4.36	34.5	4.88
Aphidodea	10.3	2.28	3.6	0.22	–	–
Heteroptera	20.7	2.61	32.1	2.83	34.5	2.82
Coleoptera, l. (неопред.)	10.3	0.97	–	–	3.4	0.56
Coleoptera, im. (неопред.)	–	–	–	–	–	1.32
Carabidae, l.	–	–	–	–	6.9	0.38
Carabidae, im.	10.3	0.65	35.7	3.49	69.0	7.71
Silphidae, l.	–	–	7.1	0.65	24.1	5.08
Silphidae, im.	–	–	–	–	17.2	1.13
Leiodidae, im.	3.4	0.33	–	–	–	–
Staphylinidae, l.	–	–	7.1	0.44	13.7	0.75
Staphylinidae, im.	20.7	2.28	67.9	10.23	48.3	6.38
Scarabaeidae, im.	–	–	–	–	6.9	0.38
Cantharidae, l.	–	–	7.1	0.44	–	–
Cantharidae, im.	3.4	0.33	–	–	3.4	0.19
Byrrhidae, l.	–	–	–	–	3.4	0.19
Dermestidae, im.	–	–	3.6	0.22	–	–
Elateridae, l.	–	–	–	–	3.4	0.38
Elateridae, im.	–	–	14.3	1.09	6.9	0.38
Coccinellidae, im.	3.4	0.33	–	–	13.7	2.07
Catopidae, im.	–	–	3.6	0.22	–	–
Lagriidae, im.	–	–	3.6	0.44	–	–
Curculionidae, im.	20.7	2.28	10.7	0.86	10.3	0.56
Scolytidae, im.	–	–	–	–	3.4	0.19
Hymenoptera, im. (неопред.)	41.4	16.95	17.9	2.40	10.3	0.75
Hymenoptera, l.	3.4	0.33	–	–	17.2	0.94
Ichneumonidae, im.	24.1	2.93	21.4	2.61	20.7	1.50
Vespidae	–	–	3.6	0.22	6.9	0.56
Formicidae	6.9	0.65	3.6	0.65	17.2	1.32
Neuroptera, l.	3.4	0.33	–	–	–	–
Lepidoptera, l.	13.8	1.63	10.7	0.65	44.8	5.45
Lepidoptera, im.	–	–	–	–	10.3	0.56
Diptera	51.7	8.79	75.0	12.42	79.3	13.91
Tipulidae, im.	20.7	2.28	39.3	3.92	51.7	6.77
Brachycera, im.	37.9	6.51	57.1	7.41	34.5	6.01
Diptera, l.	–	–	10.7	1.09	10.3	1.13
Обработано особей	29		28		29	
Количество объектов	307		459		532	

Примечание. l – личинки, im. – имаго.

Таким образом, основу питания травяной лягушки составляют членистоногие беспозвоночные. С увеличением размеров лягушек в их пищевом рационе одновременно с встречаемостью увеличивается относительное количество сенокосцев, комаров-долгоножек и жужелиц. В пище мелких лягушек преобладают небольшие по размеру беспозвоночные (гастроподы, пауки, клещи, коллемболы и др.), которые в пище крупных амфибий представлены в небольших количествах или вообще отсутствуют. У лягушек средних размеров основная часть пищевого комка состоит из олигохет, гастропод, равноногих, пауков и др. В пище крупных лягушек спектр потребляемых объектов становится шире и появляется значительно больше групп насекомых (в основном жуков, личинок бабочек). Зависимость числа объектов в пищевом комке лягушек от длины тела потребителей выражается слабой прямой корреляцией.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисовский А.Г.* 1999. Анализ избирательности питания бурых лягушек (*Rana temporaria*, *R. arvalis*) на пойменном лугу // Вестн. Удмурт. ун-та. Сер. Биологическое разнообразие Удмуртской Республики. Вып. 2. С. 50 – 58.
- Гаранин В.И.* 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука. 175 с.
- Горностаев Г.Н.* 1998. Насекомые. М.: Изд-во АБФ. 560 с.
- Завгородний А.С.* 2001. Земноводные и пресмыкающиеся (Amphibia et Reptilia) Козельского района Калужской области // Проблемы археологии, истории, культуры и природы Козельского края: Козельские краеведческие чтения. Калуга: Полиграф-Информ. Вып. 3 – 4. С. 211 – 213.
- Иноземцев А.А.* 1969. Трофические связи бурых лягушек в хвойных лесах Подмоскovie // Зоол. журн. Т. 48, № 11. С. 1687 – 1694.
- Кузьмин С.Л.* 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 298 с.
- Кунаков М.Е.* 1979. Животный мир Калужской области. Тула: Приок. кн. изд-во. 168 с.
- Лебединский А.А.* 1979. К изучению питания травяной лягушки // Новые проблемы зоологической науки и их отражение в вузовском преподавании. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. С. 288 – 289.
- Мамаев Б.М., Медведев Л.Н., Правдин Ф.Н.* 1976. Определитель насекомых европейской части СССР. М.: Просвещение. 304 с.
- Негробов О.П., Черненко Ю.И.* 1989. Определитель семейств насекомых. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та. 184 с.
- Определитель насекомых европейской части СССР. Т. II. Жесткокрылые и веерокрылые / Под общ. ред. Г.Я. Бей-Биенко. 1965. М.: Наука. 668 с.
- Ручин А.Б., Алексеев С.К.* 2008 а. Материалы к питанию травяной лягушки – *Rana temporaria* (Anura, Amphibia) в Калужской области // Современная герпетология. Т. 8, вып. 1. С. 62 – 66.
- Ручин А.Б., Алексеев С.К.* 2008 б. Изучение спектров питания трех совместно обитающих видов амфибий (Anura, Amphibia) // Современная герпетология. Т. 8, вып. 2. С. 147 – 159.
- Рыжевич К.К.* 1985. Соотношение ритмов суточной активности и пищевых спектров остро-мордой и травяной лягушек в луговых биотопах // Вопросы герпетологии. Л.: Наука. Ленингр. отделение. С. 183 – 184.

**DIET VARIABILITY OF *RANA TEMPORARIA*
AS DEPENDS ON BODY SIZE**

A.B. Ruchin¹ and S.K. Alekseev²

¹ *Mordovian State University
68 Bolshevistskaya Str., Saransk 430000, Russia
E-mail: sasha_ruchin@rambler.ru*

² *Kaluga Natural Society
4 Staro-obriadchesky Per., Kaluga 248600, Russia*

The diet of separate age groups of *Rana temporaria* in a deciduous wood of the Kaluga region is different. Arthropods are the main component of the diet in all the age groups of frogs. The occurrence and relative quantity of Opiliones, Tipulidae, and Carabidae in the diet increase with the body size. Small invertebrates (Gastropoda, Aranei, Acarina, Collembola, etc.) predominate in the diet of small frogs. The main components in the bolus of medium-sized frogs are Oligochaeta, Gastropoda, Isopoda, Aranei, etc. The dependence of the nutrition object number in the bolus of frogs on their body length is expressed by a weak direct correlation ($r = 0.273$).

Key words: Anura, *Rana temporaria*, diet, invertebrates.

УДК [597.851:591.522](470.51/.54)

**О СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА
ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA RIDIBUNDA* PALLAS, 1771)
НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ**

А.С. Фоминых

*Российский научно-исследовательский институт комплексного использования
и охраны водных ресурсов*

Россия, 620049, Екатеринбург, Мира, 23

E-mail: fomyh82@mail.ru

Поступила в редакцию 26.11.2008 г.

В июне – августе 2006 – 2008 гг. регистрировались естественные популяции озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pallas, 1771) в юго-западной части Свердловской области (Красноуфимский район) и смежных северных районах Республики Башкортостан. Установлено, что распространение *R. ridibunda* совпадает с границами лесостепной и смешанной (широколиственно-хвойной) растительных зон Урала. Обсуждены возможные факторы, влияющие на формирование северо-восточной границы этого вида на Урале. В настоящее время в Свердловской области *R. ridibunda* представлена естественной популяцией и интродуцированными популяциями.

Ключевые слова: *Rana ridibunda*, недавнее распространение, Свердловская область, Урал.

Согласно общим сводкам по герпетофауне бывшего СССР, России и Урала (Ананьева и др., 1998; Кузьмин, 1999; Большаков, Вершинин, 2005; Кузьмин, Семенов, 2006; Вершинин, 2007) озерная лягушка (*Rana ridibunda* Pallas, 1771), представлена в Свердловской области популяциями, появившимися в результате случайной интродукции. В ходе полевых исследований на северо-востоке Республики Башкортостан и юго-западе Свердловской области (Красноуфимский район) в июне – августе 2006 – 2008 гг. автором был собран материал по распространению данного вида на Уфимском плато и в его предгорьях. Были учтены также литературные данные и устные сведения, полученные от коллег и местных жителей.

В Свердловской области первые сведения о «зеленых лягушках» были опубликованы Л.П. Сабанеевым (1874), который сообщил о наличии «*Rana esculenta*» (к моменту выхода работы Сабанеева признаваемые ныне три вида включались в один – *Rana esculenta*) в окрестностях г. Нижний Тагил.

Однако позже эти сведения были расценены как ошибочные (Топоркова, 1973; Вершинин, 1990). На наш взгляд, возможность неправильного определения вида Л.П. Сабанеевым вызывает сомнение, несмотря на то, что данный исследователь работал на Урале, будучи еще студентом и в первые годы после окончания МГУ (Л.Я. Боркин, личн. сообщ.). Перепутать зеленых лягушек с бурыми довольно трудно, даже студенту-зоологу. Возможно, он засвидетельствовал один из первых случаев интродукции земноводных на Урале. Однако, если это и так, то впоследствии данная популяция, видимо, вымерла.

Следующая находка *R. ridibunda* в Свердловской области была зафиксирована В.Г. Ищенко в 1965 г. в Екатеринбурге, в районе оз. Шарташ (личн. сообщ.). Однако в обобщающей работе по амфибиям и рептилиям Урала Л.Я. Топорковой (1973) для Свердловской области данный вид не был указан. Тем не менее позже (Топоркова и др., 1979) озерная лягушка была отмечена как новый элемент герпетофауны горно-таеж-

О СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ

ной зоны Среднего Урала, включающей Свердловскую область. В той же работе было показано, что уже к середине 1970-х гг. *R. ridibunda* успешно натурализовалась в водохранилищах-охладителях Верхне-Тагильской и Рефтинской ГРЭС и занимала значительную территорию. Ко времени первой регистрации *R. ridibunda* Л.Я. Топорковой в Свердловской области (1969 – 1980 гг.) источник и пути проникновения этого вида были не ясны (Вершинин, Топоркова, 1981).

Последующие работы о распространении и экологии этого вида приводят данные о появлении *R. ridibunda* в крупных промышленных городах Среднего Урала – Екатеринбурге и Нижнем Тагиле (Вершинин, Топоркова, 1981; Вершинин, 1990; Камкина, 2001; Фоминых, 2006). В ходе исследований 2006 – 2007 гг. автором данной работы были обнаружены локальные популяции вида в водоеме-охладителе Белоярской атомной станции, в подогретых водах предприятий г. Верх-Нейвинский и пос. Нейво-Рудянский, а также в сбросных каналах Серовской ГРЭС (рисунок). К 2005 г. у исследователей (по данным литературы) сформировалось четкое представление о том, что озерная лягушка является чужеродным видом для фауны Свердловской области, а северная и восточная границы ее распространения в Уральском регионе никогда не достигали территории Екатеринбургского Урала (Большаков, Вершинин, 2005; Вершинин, 2007). Исследование С.Н. Литвинчука и Й. Плётнера позволило установить, что источником интродукции данного вида в г. Екатеринбург послужили особи из Украины (Харьковская, Киевская, Житомирская, Херсонская и Одесская области) и юга России (Воронежская область) (Большаков, Вершинин, 2005). Появление *R. ridibunda* в Верхне-Тагильских водохранилищах-охладителях вызвано случайной интродукцией при зарыблении водохранилищ из рыбобитомника «Горячий ключ» Краснодарского края (Зубарева, личн. сообщ.). Таким образом, озерная лягушка попала в Свердловскую область в результате случайной интродукции при зарыблении во-

доемов-охладителей, выпуска зоологами-любителями больших партий этого вида, а также последующей реинтродукции местными жителями.



Северо-восточная граница ареала *Rana ridibunda* на Урале. Пунктирной линией обозначена ранее принятая граница ареала (Хабибуллин, 2003); сплошной линией – его граница по новым данным 2006 – 2008 гг.; ▲ – интродуцированные популяции, ● – естественные, ○ – локалитеты в Пермской области (Юшков, Воронов, 1994); 1 – г. Серов, 2 – г. Нижний Тагил, 3 – Верхне-Тагильское водохранилище-охладитель, 4 – пос. Нейво-Рудянка, 5 – г. Екатеринбург, 6 – водохранилище-охладитель Белоярской атомной станции, 7 – Рефтинское водохранилище-охладитель, 8 – пос. Русский Усть-Маш р. Уфа (56°19'N, 57°51'E), 9 – окрестности пос. Усть-Бугалыш (впадение р. Бугалыш в р. Уфа, 56°17'N, 57°49'E), 10 – окрестности пос. Усть-Бугалыш (р. Бугалыш, городской пруд, 56°17'N, 57°51'E), 11 – с. Гумбио (р. Тюй, 55°59'N, 57°02'E), 12 – с. Новомуллокаево (р. Уфа, 55°56'N, 57°57'E), 13 – окрестности с. Караидель (р. Уфа, 55°49'N, 56°54'E), 14 – с. Метели (р. Ай, 56°01'N, 57°56'E), 15 – с. Агазово (р. Ай, 55°56'N, 58°08'E), 16 – с. Большеустыкинское (р. Ока, 55°56'N, 58°15'E), 17 – с. Большеустыкинское (р. Ай, 55°56'N, 58°14'E)

Новые данные позволяют уточнить ситуацию. В 2006 г. от студентки 4-го курса географо-биологического факультета Уральского государственного педагогического университета З.Н. Ивановой были получены первые сведения об обитании *R. ridibunda* в Красноуфимском районе Свердловской области. Два половозрелых самца были пойманы ею на р. Уфа в окрестностях пос. Усть-Бугалыш и доставлены автору данной работы. В 2007 и 2008 гг. в том же районе лягушки также были пойманы им: окрестности пос. Усть-Бугалыш: а) р. Бугалыш, городской пруд (56°17'N, 57°51'E), б) впадение р. Бугалыш в р. Уфа (56°17'N, 57°49'E) и пос. Русский Усть-Маш, р. Уфа (56°19'N, 57°51'E).

Находки *R. ridibunda* в Красноуфимском районе позволяют предположить наличие естественных (неинтродуцированных) популяций данного вида в Свердловской области. Дальнейшее обследование северо-восточной части Республики Башкортостан, прилегающей к Красноуфимскому району, подтвердило наше предположение. Озерная лягушка была обнаружена также ниже по течению р. Уфы и ее притоков (см. рисунок) – в Дуванском, Мечетлинском, Бакалинском и Караидельском районах Башкортостана, и встречается до северо-восточной границы, которая ранее была указана весьма ориентировочно (Хабибуллин, 2003). Таким образом, нами было установлено, что граница ареала *R. ridibunda* проходит северо-восточнее, чем предполагалось прежде, и захватывает юго-западную часть Свердловской области. Крайняя северо-восточная точка находки данного вида – окрестности пос. Русский Усть-Маш на р. Уфа.

Расселение *R. ridibunda* – явление нередкое. Успешному расширению ареала способствует целый ряд факторов. Среди них выделяют потепление климата, великолепные адаптивные возможности данного вида, его способность заселять антропогенно-трансформированные территории, высокую плодовитость и выживаемость на ранних стадиях онтогенеза (Дуйсебаева и др., 2005).

По нашему мнению, расселение *R. ridibunda* в Свердловской области и Башкортостане

связано с активной хозяйственной деятельностью человека. Распространение *R. ridibunda* совпадает с границами лесостепной и смешанной (широколиственно-хвойной) растительных зон Урала. Смешанные леса, особенно во второй половине прошлого века, сильно вырубались под пашни. Большинство их осталось на Уфимском плато (Мошкин и др., 1968). Распашка больших площадей и трансформация ландшафтов из лесных в открытые вызывает изменение границ ареалов отдельных видов животных. В Восточной Европе лесные виды находятся в процессе сокращения своих ареалов, тогда как виды открытых биотопов, наоборот, расширяют ареал, продвигаясь на север (Гаранин, 1983). Уничтожение и фрагментация лесов на северо-востоке Республики Башкортостан создало «экологический коридор» для распространения *R. ridibunda*, вида открытых ландшафтов, по р. Уфе в Свердловскую область.

Если опираться на данное предположение, то самые северные популяции *R. ridibunda* нужно рассматривать как относительно недавно появившиеся. Наше предположение подтверждается результатами опросов местного населения, согласно которым «зеленые лягушки» на территории Красноуфимского района появились относительно недавно, лишь в последние 50 – 70 лет.

Дальнейшее распространение данного вида на северо-восток теоретически может быть ограничено барьером пояса горной тайги Урала, состоящим из сосново-березовых лесов. Однако, по имеющимся данным, для расселения рефтинской и верхнетагильской интродуцированных популяций *R. ridibunda* по интразональным биотопам рек Пышма и Тагил данный барьер не был помехой, хотя плотность локальных популяций в этом случае оказалась низкой.

Новые находки *R. ridibunda* в Башкирии и Красноуфимском районе Свердловской области, отмеченные северо-восточнее принятой в литературе границы вида, дополняют известные ранее сведения о распространении озерной лягушки на Урале (см. рисунок). На данный момент существу-

О СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ

ет три пункта, где точно установлено обитание данного вида в Свердловской области. Следует подчеркнуть, что все эти находки зафиксированы лишь в последние два года. Вероятно, имеются и другие, пока неизвестные популяции *R. ridibunda* в Красноуфимском районе.

Таким образом, в Свердловской области *R. ridibunda* представлена естественной популяцией на юго-западе (Красноуфимский район) и интродуцированными популяциями в центральной (г. Екатеринбург и г. Верх-Нейвинский, пос. Нейво-Рудянка, водохранилища-охладители Белоярское, Верхнее-Тагильское и Рефтенское) и северной (г. Нижний Тагил и г. Серов) частях области.

Благодарности

Автор выражает свою искреннюю благодарность В.Ф. Мухутдинову (Российский научно-исследовательский институт комплексного использования и охраны водных ресурсов), студентам географо-биологического факультета Уральского государственного педагогического университета за помощь в сборе материала, В.Л. Вершинину и Н.Л. Ивановой (Институт экологии животных и растений УрО РАН) за предоставление литературы, ценные советы и замечания при обсуждении материала статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. 1998. Земноводные и пресмыкающиеся. М.: АБФ. 574 с.
- Большаков В.Н., Вершинин В.Л. 2005. Амфибии и рептилии Среднего Урала. Екатеринбург: УрО РАН. 124 с.
- Вершинин В.Л. 1990. О распространении озерной лягушки в городе Свердловске // Экология. № 2. С. 67 – 71.
- Вершинин В.Л. 2007. Амфибии и рептилии Урала. Екатеринбург: УрО РАН. 172 с.
- Вершинин В.Л., Топоркова Л.Я. 1981. Амфибии городских ландшафтов // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та. С. 48 – 56.
- Гаранин В.И. 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука. 175 с.
- Дуйсебаева Т.Н., Березовиков Н.Н., Брушко З.К., Кубыкин Р.А., Хромов В.А. 2005. Озерная лягушка (*Rana ridibunda* Pallas, 1771) в Казахстане: изменение ареала в XX столетии и современное распространение вида // Современная герпетология (Саратов). Т. 3/4. С. 29 – 59.
- Камкина И.Н. 2001. Популяции земноводных в городе Нижний Тагил // Вопросы герпетологии: Материалы I съезда Герпетологического о-ва им. А.М. Никольского. М.: Изд-во МГУ. С. 115 – 117.
- Кузьмин С.Л. 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 298 с.
- Кузьмин С.Л., Семенов Д.В. 2006. Конспекты фауны земноводных и пресмыкающихся России. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 139 с.
- Мошкин А., Оленев А., Шувалов Е. 1968. География Свердловской области. Свердловск: Сред.-Урал. кн. изд-во. 104 с.
- Сабанеев Л.П. 1874. Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губерниях. М.: Изд-во МОИП. 183 с.
- Топоркова Л.Я. 1973. Амфибии и рептилии Урала // Фауна Европейского Севера, Урала и Западной Сибири. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та. С. 84 – 117.
- Топоркова Л.Я., Боголюбова Т.В., Хафизова Р.Г. 1979. К экологии озерной лягушки, интродуцированной в водоемы горно-таежной зоны Среднего Урала // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та. С. 108 – 115.
- Фоминых А.С. 2006. Особенности экологии озерной лягушки из отстойника Нижнетагильского металлургического комбината // Водн. хоз-во России. № 6. С. 50 – 56.
- Хабибуллин В.Ф. 2003. Земноводные и пресмыкающиеся Республики Башкортостан. Уфа: Изд-во Башкир. ун-та. 80 с.
- Юшков Р.А., Воронов Г.А. 1994. Амфибии и рептилии Пермской области (предварительный кадастр). Пермь: Изд-во Перм. ун-та. 158 с.

А.С. Фоминых

**ON DISTRIBUTION LIMITS
OF MARSH FROG (*RANA RIDIBUNDA* PALLAS, 1771)
IN MIDDLE URAL REGION**

A.S. Fominykh

*Russian Research Institute for Integrated Water Management and Protection
23 Mira Str., Yekaterinburg 620049, Russia
E-mail: fominyh82@mail.ru*

In June – August, 2006 – 2008, some natural populations of marsh frog (*Rana ridibunda* Pallas, 1771) were recorded in the south-western part of the Sverdlovsk region (Krasnoufimsk district) and the adjacent northern Bashkiria. In this Ural region, the distribution of *R. ridibunda* coincides with the border between the forest-steppe and mixed (deciduous and coniferous) forest zones. Possible factors to affect the formation of the northeastern species boundary in the Urals are discussed. Currently, the Sverdlovsk region is inhabited with both natural and introduced populations of *R. ridibunda*.

Key words: *Rana ridibunda*, recent distribution, Sverdlovsk region, Ural.

ХРОНИКА

К ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА: АНАТОЛИЙ ГЕОРГИЕВИЧ ВЫСОТИН (1959 – 1998)

Значительный вклад в изучение фауны Северного Кавказа внесла группа ставропольских герпетологов во главе с профессором Михаилом Федоровичем Тертышниковым (1937 – 2001). Его талантливым учеником был зоолог, прекрасный полевик-фаунист Анатолий Георгиевич Высотин, к большому сожалению, рано ушедший из жизни. В этом году ему исполнилось бы 50 лет.

Анатолий Георгиевич родился 29 августа 1959 г. в пос. Мурзакуль Кустанайской области Казахской ССР. Когда Анатолию было шесть лет, его семья – отец Георгий Трофимович и мать Алла Ивановна – переехала на Кавказ, в город Ставрополь. Здесь в 1976 г. Анатолий окончил школу №18 и в том же году поступил на работу в Ставропольский специализированный монтажно-наладочный участок.

В 1977 г. он уволился с работы в связи с зачислением слушателем на подготовительное отделение при Ставропольском государственном педагогическом институте (СГПИ). Через год Высотин был зачислен в число студентов естественно-географического факультета, который окончил в 1983 году. По распределению Анатолий Георгиевич работал преподавателем биологии и географии в Барсуковской средней школе Кочубевского района. Здесь же он вел школьные кружки по зоологии и краеведению. Совершая с ребятами походы по пойме р. Кубани, Ставропольским высотам, делал свои первые герпетологические сборы и наблюдения.

С 1985 по 1991 г. Высотин работал ассистентом кафедры зоологии СГПИ. В этот период он проводил лабораторные занятия по всем дисциплинам кафедры, полевые

практики, руководил студенческой группой «Герпетология». Свой опыт и знания как зоолога и преподавателя вуза он использовал в работе базовых школ, в лекциях по линии общества «Знание». Проводя научно-исследовательскую работу, Анатолий Георгиевич участвовал в разработке общекафедральной темы «Фаунистические комплексы Ставропольского края и их изменение под влиянием хозяйственной деятельности человека» и проблемы «Атлас и кадастр ареалов амфибий и рептилий Европы», «Вид и его продуктивность в ареале» (программа ЮНЕСКО «Человек и биосфера» – МАБ, проект 8б).

С 7 по 17 августа 1986 г. Ставропольский педагогический институт и Ставропольский государственный краеведческий музей им. Г.К. Праве провели совместную экспедицию по территории Восточного Предкавказья: на Ачикулакско-Бажиганском и Терском песчаных массивах, Правокумских песках в районе с. Величаевское. Целью исследований было изучение редких и исчезающих растений и животных региона, влияния на них антропогенной деятельности. В ходе этой экспедиции А.Г. Высотин и М.Ф. Тертышников собрали значительный материал по герпетофауне Терско-Кумской низменности. Вот некоторые отрывки из полевого дневника, написанного членами экспедиции:

«8.08. Урочище Киссык Чечено-Ингушетии. Кумлинские пески, Терский массив. До Хвалынской трансгрессии – русло Терека. Древний хазарский рельеф. Движущиеся барханы – золотые процессы. Полынно-гребенщикова и злаково-полынная ассоциации с преобладанием

полюни. Увидели зайца, стрепета, сизоворонку, удода, вяхиря, горлицу, степную агаму, круглоголовку-вертихвостку.



А.Г. Высотин и С.Б. Скиба во время экспедиции по территории Терско-Кумской низменности (1986 г.)

Бурунная, заросшая степь с пятнами листовых лесов (боярышник, серебристый тополь, иволистная груша). Расстояние между барханами около 10 метров. Искусственные посадки леща серебристого, джугуна.

После разбивки лагеря вышли на рекогносцировку. Ужасно хочется пить. Жарко. Солнце в дымке, но парит крепко. Со Скибой (Сергей Борисович – выпускник кафедры зоологии СГПИ, орнитолог, таксидермист – *И.Д.*) вышли на открытый песок. Много вертихвосток. Ушастая круглоголовка встречена только на больших, развевающихся барханах. Отмечена ящурка быстрая. Популяции изолированы друг от друга. Неожиданно из-под ног выскочил заяц. Вернулись в лагерь за оружием. Очень тяжело идти по бархану: в кедах идти невозможно – горячий песок попадает в обувь и обжигает ноги, поэтому идем в сапогах. Песка нет, но пот заполняет сапоги. В голову лезут разные дурные мысли – думаю, зачем взял ружье – и без него идти трудно.

9.08. Утро <...> Из лагеря вышли около 9 часов. Это оказалось очень поздно. От базы пошли на северо-восток. Около 1 км от лагеря лисья нора. Прошли около 6 км до большого бархана. 6 км шли почти 3 часа. Нашел сколопендр. Много ящурок, сизоворонок, удонов. Видел филина и стрепета.

Сняли базу примерно в 14.30. Курс на Теркли-Мектеб. В 19.40 начался дождь. Ставили базу под дождем возле дороги.

10.08. В 6.30 подъем. Курс на Рошино. Затем в урочище Яман-Кую (32 км В-Ю-В). Легкий обед на базе. С огромным трудом съел кусок хлеба с помидорами, запив тремя кружками чая.

Западная часть Терско-Кумского массива. Проводятся закрепительные работы. Часть движущихся песков заросла.

13.08. Работа на Ачикулакско-Бажиганском массиве. Растительность разительно отличается от предыдущей стоянки – совсем пропал джугун <...> С утра парит просто фантастически. В 11 часов уже +40°, но это еще не полдень. Когда идешь по степи, слышен звон колокольчиков, и работает, вернее, появляется только одна мысль – уйти в тень и напиться чего-нибудь холодного. Очень интересная фауна: стрепет, авдотка. Взяли со Скибой 2-х удонов. В 13 часов стало еще жарче. Наверное, температура под 45°. В лагерь пришли около 15 часов. Ноги еле двигаются, и язык распух от жажды.

14.08. Весь день в дороге. Проснулись в 6 часов, позавтракали, погрузились и в путь. В 9.20 подъехали к артезиану. Искупались. Это блаженство, но надолго ли? <...> До 11.30 прокантовались в Махмуд-Мектебе. Цель – г. Южно-Сухокумск Дагестана. Пока доехали до города, покрылись слоем пыли. Дорога – фантастика, водитель – тоже. От Южно-Сухокумска ушли на восток. Цель – поселок Кумской Калмыкии. Отметили командировки и вновь ушли в Дагестан. База в 3 км на Ю-З, на правобережье Кумы. Ставим лагерь и готовим ужин. Комары просто звери. Спасения нет нигде. По дороге взяли двух зеленых щурок и удода. Но удода я сильно разбил. Дробь 7-ка с 20-ти метров из моей пушки – это очень серьезно.

15.08. После завтрака со Скибой идем на поиски зеленой шурки ... Интересно, что они крутятся вместе с золотистой. Ужасно парит. Видимо, будет дождь. Возвращаемся на базу как всегда последними. Следующая остановка – бригада Гермеса Саидова (западная граница Правокумских песков). Приехали примерно в 16 часов. Ставим лагерь, ужинаем и за работу. По дороге добыли 7 зеленых щурок. Ночью снимали шкурки; пошел дождь. В пустыне это блаженство. Устал чертовски, а ведь завтра нужно обследовать окрестности.

16.08. Иду с Михаилом Федоровичем копать донник и джугун. Джугун рыл около полчаса. Яма больше метра, а конца еще не видно. Но ... выкопал. Сегодня прохладно и дует ветер. Полная голова песка.

Подходит к концу наше путешествие. Позади 3000 км. Сегодня переезжаем на новую точку. Это несколько В-С-В Величаевского, территория Ставропольского края. Плавни Кумы. Ехать не жарко, но пыль! Ставим базу в 19.30. На улице невозможно сидеть – комары. Завтра последний рабочий день – и к людям».

По результатам экспедиции было опубликовано несколько работ: «Пресмыкающиеся Кумских песков Дагестанской АССР» (1986), «Фауна рептилий водных и околоводных биогеоценозов полупустынной зоны Ставрополья» (1987) и др. Впоследствии полученные данные были дополнены новыми в результате поездок на восток Ставрополья и сопредельные территории. Так, интереснейшей фаунистической находкой оказалось обнаружение Высотиным в 1989 г. ящеричной змеи (*Malpolon monspessulanus* (Hermann, 1809)) около пос. Бакрес Нефтекумского района.

Яркой страницей в его биографии является работа в Музее кафедры зоологии СГПИ (в настоящее время – Зоологический музей Ставропольского государственного университета) в должности куратора герпетологической коллекции с 1988 по 1992 год. Здесь он проявил себя как профессиональный музейный работник. Для обновления экспозиции им были смонтированы новые экспонаты беспозвоночных (в частности, примечательные препараты черноморских крабов) и позвоночных животных, прежде всего амфибий и рептилий; оборудован жилой уголок, изготовлены террариумы. Для содержания в неволе были отловлены ушастые круглоголовки и круглоголовки-вертихвостки, желтопузики, длинноногие сцинки, степные агамы, кавказские гадюки. Отрабатывалась методика содержания и разведения редких и исчезающих видов герпетофауны.

В настоящее время герпетологическая коллекция Зоологического музея универси-

тета – одна из лучших в Южном федеральном округе России. Из сборов А.Г. Высотина отметим наиболее значимые: малоазиатский тритон (*Ommatotriton vittatus* (Gray, 1835)) из окрестностей хутора Лесо-Кефарь; обыкновенный тритон (*Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758)) из окрестностей пос. Горячий Ключ; ушастая круглоголовка (*Phrynocephalus mystaceus* (Pallas, 1776)) с территории урочища Киссик; песчаный удавчик (*Eryx miliaris* (Pallas, 1773)) из района Рыбачьих озер в русле р. Кума; гадюка Динника (*Vipera dinniki* Nikolsky, 1913) и гадюка Лотиева (*Vipera lotievi* Nilson, Tuniev, Orlov, Hoeggren et Andren, 1995) из верховий р. Большая Лаба (определение гадюк провели К.Д. Мильто и И.В. Доронин) и др.



Гадюка Лотиева (*Vipera lotievi*) из сборов А.Г. Высотина в коллекции Зоологического музея Ставропольского государственного университета

А.Г. Высотиным написано 17 герпетологических, 1 музейно-педагогическая и 1 педагогическая работа (все в соавторстве, что отражает коллективный стиль работы кафедры зоологии). Наиболее значимыми из них являются сводки по змеям Ставропольского края (1987) и «Земноводные Ставропольского края» (1988), написанные совместно с М.Ф. Тертышниковым. В них мы находим

единственное на сегодняшний день достаточно полное описание офидио- и батрахофауны Карачаево-Черкесской Республики (до 1992 г. – автономная область в составе Ставропольского края). Для систематиков несомненный интерес представляют тезисы доклада, представленного на 7-й Всесоюзной герпетологической конференции в Киеве, «Змеи сем. *Viperidae* в центральной части Северного Кавказа» (1989), в которых А.Г. Высотин, М.Ф. Тертышников и Б.Б. Мионов подвергли сомнению правомочность выделения гадюки Даревского (*Vipera darevskii* Vedmederjа, Orlov et Tuniyev, 1986) и гадюки Динника, поскольку по их мнению они не отличаются по морфологическим признакам от кавказской гадюки (*Vipera kaznakovi* Nikolsky, 1913).

В 1987 г. Анатолий Георгиевич прошел курсы повышения квалификации в Московском государственном педагогическом институте им. Ленина, защитив под руководством профессора А.В. Михеева выпускную работу «Методика количественного учета и фауна пресмыкающихся Ставропольского края».

Зарекомендовав себя с положительной стороны, в октябре 1991 г. Высотин был назначен старшим преподавателем кафедры зоологии СГПИ. К несчастью, тяжелый недуг не позволил Анатолию Георгиевичу продолжить работу и завершить кандидатскую диссертацию «Змеи Центрального Предкавказья». Он был вынужден оставить институт. Трагическая развязка наступила 15 января 1998 г.: во время операции Анатолий Георгиевич умер, не приходя в сознание. Ранний уход А.Г. Высотина из жизни, не достигшего 40 лет, стал тяжелой потерей для отечественной герпетологии и развития зоологии на Ставрополье.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность Н.Н. Высотиной, С.Б. Скибе и Л.П. Ермолиной за помощь при подготовке очерка.

НАУЧНЫЕ ТРУДЫ А.Г. ВЫСОТИНА

Тертышников М.Ф., Высотин А.Г. 1986 а. Методические указания к выполнению лабораторных занятий по зоологии позвоночных животных. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. 40 с.

Тертышников М.Ф., Высотин А.Г. 1986 б. Пресмыкающиеся Кумских песков Дагестанской АССР // Проблемы региональной зоологии. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. С. 68 – 73.

Тертышников М.Ф., Высотин А.Г., Джандаров И.И. 1986. Массовые, обычные, редкие и исчезающие виды амфибий и рептилий Ставропольского края // Редкие и исчезающие виды растений и животных, флористические и фаунистические комплексы Северного Кавказа, нуждающиеся в охране. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. С. 118 – 119.

Тертышников М.Ф., Горовая В.И., Сигида С.И., Высотин А.Г. 1986. Методические указания к проведению экскурсионной работы в музее кафедры зоологии. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. 46 с.

Тертышников М.Ф., Высотин А.Г. 1987 а. Пресмыкающиеся Ставропольского края. Сообщение 2. Змеи // Проблемы региональной фауны и экологии животных. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. С. 91 – 137.

Тертышников М.Ф., Высотин А.Г. 1987 б. Фауна рептилий водных и околоводных биогеоценозов полупустынной зоны Ставрополья // Животные водных и околоводных биогеоценозов полупустыни. Элиста: Изд-во Калмык. гос. ун-та. С. 104 – 108.

Высотин А.Г., Тертышников М.Ф. 1988 а. Видовой состав и плотность амфибий и рептилий песков западной части Терско-Кумской низменности // Вид и его продуктивность в ареале / Ин-т зоологии и паразитологии АН ЛитССР. Вильнюс. С. 124 – 126.

Высотин А.Г., Тертышников М.Ф. 1988 б. Земноводные Ставропольского края // Животный мир Предкавказья и сопредельных территорий. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. С. 87 – 121.

Высотин А.Г., Тертышников М.Ф., Мионов Б.Б. 1989. Змеи сем. *Viperidae* в центральной части Северного Кавказа // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 7 Всесоз. герпетологической конф. Киев: Наук. думка. Вып. 7. С. 50 – 51.

Тертышников М.Ф., Высотин А.Г. 1989. Состояние рептилий в Предкавказье // Редкие и

ХРОНИКА

исчезающие виды растений и животных, флористические и фаунистические комплексы Северного Кавказа. Грозный: Изд-во Чечено-Ингушского гос. ун-та. С. 137.

Тертышников М.Ф., Горовая В.И., Высотин А.Г. 1989 а. О видовом составе и распространении земноводных Тебердинского и Кавказского заповедников // Гидробиологические исследования в заповедниках СССР: Тез. докл. Всесоюзного совещания. М.: Наука. С. 128 – 129.

Тертышников М.Ф., Горовая В.И., Высотин А.Г. 1989 б. Экология ужа обыкновенного в Центральном Предкавказье // Экология и охрана беспозвоночных животных Кавказа. Орджоникидзе: Изд-во Северо-Осетинского гос. ун-та. С. 76 – 80.

Тертышников М.Ф., Высотин А.Г., Горовая В.И., Миронов Б.Б. 1990. Полозы Предкавказья // Материалы Всесоюз. науч.-метод. совещ. зоологов педагогических институтов. Махачкала: Изд-во Дагестан. пед. ин-та. Ч. II. С. 233 – 234.

Тертышников М.Ф., Горовая В.И., Высотин А.Г. 1990. Охрана пресмыкающихся в Предкавказье // Фауна и фаунистические комплексы юга России. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. С. 93 – 94.

Тертышников М.Ф., Горовая В.И., Джандаров И.И., Высотин А.Г. 1990. Об экологии зеленой жабы на Ставрополье // Фауна и экология некоторых видов беспозвоночных и позвоночных животных Предкавказья. Краснодар: Изд-во Кубан. гос. ун-та. С. 55 – 60.

Тертышников М.Ф., Высотин А.Г. 1991. Трофическая взаимосвязь птиц и пресмыкающихся в Предкавказье // Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф.: В 2 ч. Ч. 2. Стеновые сообщения. Минск: Навука і тэхніка. Кн. 2. С. 244 – 245.

Тертышников М.Ф., Высотин А.Г., Горовая В.И. 1992. Ядовитые змеи Ставрополья и Карачаево-Черкесии // Фауна Ставрополья. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. Вып. 4. С. 7 – 14.

Тертышников М.Ф., Бичерев А.П., Высотин А.Г. 1992. Позвоночные животные Ставрополья и Карачаево-Черкесии // Фауна Ставрополья. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. Вып. 4. С. 84 – 108.

Тертышников М.Ф., Высотин А.Г., Миронов Б.Б. 1993. Кадастр распространения амфибий и рептилий Предкавказья. Ставрополь. 63 с. Деп. в ВИНТИ 18.02.1993, №388-В93.

И.В. Доронин

Ставропольский государственный историко-культурный
и природно-ландшафтный музей-заповедник
им. Г.Н. Прозрителева и Г.К. Пправе
355001, Ставрополь, Дзержинского, 135
E-mail: ivdoronin@mail.ru