

ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ  
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

РГБ ОА

*На правах рукописи*

30 ОКТ 1995

**ТУНИЕВ**  
Борис Сакоевич

**ГЕРПЕТОФАУНА ГОР  
АЛЬПИЙСКОЙ СКЛАДЧАТОСТИ  
КАВКАЗА И СРЕДНЕЙ АЗИИ**

*Специальность: 03.00.08 - Зоология*

**А В Т О Р Е Ф Е Р А Т**

**диссертации на соискание ученой  
степени доктора биологических наук**

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ  
1995

Работа выполнена в Зоологическом институте РАН и Кавказском государственном биосферном заповеднике.

Научный консультант: член-корреспондент РАН, профессор  
**И.С. Даревский**

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,  
профессор **Г.А. Носков**;  
доктор биологических наук,  
профессор **Б.Д. Васильев**;  
доктор биологических наук  
**В.М. Лоскот**.

Ведущая организация: **Институт Биологии Развития  
им. Н.К. Кольцова РАН.**

Защита состоится *«17» января* 1996 г. в 14 час. на заседании Специализированного совета Д 002.63.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук при Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН.

Автореферат разослан *«18» октября* 1995 г.

Ученый секретарь  
Специализированного совета  
кандидат биологических наук



Т.Г. Лукина

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** Положение альпид Кавказа и Средней Азии в схеме биогеографического разделения Палеарктики дискуссионно: их самостоятельность в формировании самобытной флоры и фауны, либо принадлежность к смежным областям Европы, Передней и Центральной Азии по-разному трактуется в литературе. Сказанное в значительной мере характерно и для отдельных подразделений перечисленных горных систем. Нелишне подчеркнуть факт отсутствия целостного эколого-фаунистического и зоогеографического анализа герпетофауны гор альпийской складчатости Кавказа и Средней Азии, как составных участков восточного сектора Древнего Средиземноморья. В широком смысле здесь возникают такие вопросы, как идентификация и таксономический анализ фауны, определение основных типов ареалов представителей герпетофауны в интересующих нас регионах, анализ происхождения ареалов и факторов, определяющих современное распространение видов. Весь круг вопросов замыкается на определении: связаны ли фауны амфибий и рептилий этих, по сути, краевых хребтов Древнего Средиземноморья общим происхождением, либо они представляют продукты независимого становления.

**Цели и задачи.** Основной целью исследования являлось определение общности и оригинальности герпетофауны отдельных горных систем альпид Кавказа и Средней Азии. При этом перед нами стояли следующие задачи:

1. Ревизия таксономического статуса ряда форм, относящихся к родам *Vipera*, *Natrix*, *Coluber*, *Laudakia*, *Bufo* и др., с применением морфологических и генетико-биохимических методов.

2. Выяснение хорологии видов в связи с физико-географическими (главным образом фито-ландшафтными) характеристиками изучаемых регионов.

3. Выделение и анализ эколого-географических групп (подгрупп) герпетофауны на основе современной хорологии и распределения, географической изменчивости и особенностей экологии изученных видов амфибий и рептилий, включая термобиологические показатели активности рептилий, гидрохимический фактор в распределении амфибий и др.

4. Анализ биогеографических связей и предположительная реконструкция генезисов ареалов внутри отдельных комплексов видов, избранных по ряду причин как модельные группы.

5. Анализ современного состояния и рекомендации перспективных мероприятий по сохранению герпетофауны альпид Кавказа и Средней Азии.

**Научная новизна результатов исследования.** Проведена инвентаризация и ревизия коллекционных материалов с Кавказского перешейка и альпид Средней Азии. Описаны новые для науки два вида щит-

коголовых гадюк, два вида ужевых змей, подвиды кавказской серой жабы, средиземноморской черепахи и хорасанской агамы; аргументированы изменение видового ранга и внутривидовой структуры у представителей комплексов *Bufo verrucosissimus*, *Vipera kaznakovi*. Впервые исследованы Восточный Копетдаг и ряд труднодоступных горных районов Адыгеи, Краснодарского края, Карачаево-Черкесии и Абхазии. Проведена ревизия всех представителей щиткоголовых гадюк Кавказа, путем применения методов классической морфологии и биохимической систематики, на основании чего разработана структура подрода *Pelias*. Использовано наличие коррелирующих видов растений и составлены описания фито-ландшафтов для индикации возможного нахождения представителей герпетофауны различных фаунистических групп, с последующим обоснованием закономерностей единого прохореза биоты в горных регионах Кавказа и Средней Азии. Впервые использованы данные химического анализа воды нерестилищ амфибий Кавказа для зоогеографических построений. Выделены и описаны мезофильные (колхидского типа) и ксерофильные (средиземноморского типа) рефугиумы герпетофауны на Кавказском перешейке. Заложены и описаны поперечные профили фито-ландшафтов от Центральных Каракумов через Малый Балхан и Западный Копетдаг, в отдельных участках Центрального и Восточного Копетдага и в других районах. По композиции слагающих элементов определена самобытность каждого из описываемых ландшафтов и место отдельных секторов альпид Кавказа и Средней Азии в биогеографическом подразделении Палеарктики.

**Теоретическое и практическое значение.** Вопросы общности и оригинальности герпетофауны каждой из перечисленных горных стран и их взаимное влияние имеют общетеоретическое значение для понимания генезиса ландшафтов и фаун не только гор альпийской складчатости юга бывшего СССР, но и обширных прилегающих районов Европы, Передней, Средней и Центральной Азии. Обоснован и высказан новый взгляд на филогению щиткоголовых гадюк Кавказа и горных кольцевостых агам, позволивший по-новому осветить биогеографию горных поднятий исследуемого региона. Материалы диссертации могут войти в курсы герпетологии и биогеографии. Полученные данные были использованы при составлении руководства "Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas", при составлении Европейского Атласа ареалов амфибий и рептилий, использованы в районировании Сочинского государственного природного национального парка (Справка о внедрении № 15/1654 от 17.03.1986 г.), вошли во второе издание Красной книги России.

**Апробация работы.** Материалы диссертации докладывались на I и II Всемирных герпетологических конгрессах (Кентербери, 1989; Аделаида, 1993-1994), III, VI и VII конгрессах Европейского герпетологического общества (SEH) (Прага, 1985; Будапешт, 1991; Барселона, 1993),

1 Азиатском международном герпетологическом конгрессе (Хуангшань, 1993), V-VI Всесоюзных герпетологических конференциях (Ашхабад, 1981; Ташкент, 1985; Киев, 1989), Всесоюзном совещании "Фундаментальное и прикладное значение систематики" (Ленинград, 1988), Всесоюзной встрече по охране и рациональному использованию черепах (Москва, 1982), Всесоюзной встрече "Теоретические и экспериментальные основы разведения в неволе редких и ценных видов пресмыкающихся и земноводных" (Москва, 1983), I Кавказской герпетологической конференции (Тбилиси, 1983), I Всесоюзном совещании по проблемам зоокультуры (Москва, 1986), научно-практической конференции "Редкие и исчезающие виды растений и животных, флористические и фаунистические комплексы Северного Кавказа, нуждающиеся в охране" (Теберда, 1986), Всесоюзном совещании "Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках лесной зоны" (Москва, 1987), Рабочем совещании по изучению круглголовок фауны СССР (Москва, 1988), Всесоюзном совещании по изучению хвостатых амфибий (Москва, 1991), Региональном Совете заповедников Кавказа (Сочи, 1991), региональном совещании "Актуальные вопросы экологии и охраны экосистемы Черноморского побережья" (Краснодар, 1991), I Международном совещании по лацертидам Средиземноморья (Мителены, 1992) и др.

Автор считает своим приятным долгом выразить глубокую признательность чл.-кор.РАН проф. И.С.Даревскому - научному консультанту данной работы, а также коллегам, предоставившим коллекции и оказавшим поддержку в работе, А.Л.Агасяну, Н.Б.Ананьевой, С.Андерсону, К.Андрену, Ч.А.Атаеву, С.Ю.Береговой, Т.Л.Васильевой, Б.О.Гейликману, Г.Душею, Е.А.Дунаеву, Г.А.Зеровой, В.А.Коневой, А.А.Лебедевой, К.Ю.Лотиеву, И.В.Марчукайтис, Е.В.Мордак, Е.Нильсону, Н.Л.Орлову, В.Ф.Орловой, Н.В.Плоткиной, Е.С.Ройтбергу, А.М.Рудику, И.А.Сербиновой, Л.Симакину, И.В.Сушенцовой, Д.Р.Сурову, Д.Н.Тархнишвили, П.А.Тильбе, А.К.Унаняну, В.И.Филиппову, М.Хоггрелу, В.М.Чиквадзе, коллективу лаборатории орнитологии и герпетологии Зоологического института РАН и коллективу Кавказского государственного биосферного заповедника.

**Объем и структура работы.** Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения и выводов, списка литературы и приложений. Объем рукописи - 495 страниц, в том числе 130 рисунков и фотографий и 5 таблиц. Приложения на 95 стр. включают фито-ландшафтные описания и 62 таблицы. Список цитированной литературы содержит 838 названий, в том числе 215 на иностранных языках.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава I. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АЛЬПИД КАВКАЗА И СРЕДНЕЙ АЗИИ

В главе дан обзор физико-географических условий альпид Кавказа и Средней Азии по наблюдениям автора и литературным источникам в свете тектоники плит (Щерба, 1993), современных воззрений на физико-географическое подразделение различных сегментов альпийско-гималайского пояса (Алисов, 1969; Щукина, 1971; Мильков, Гвоздецкий, 1976; Габриэлян, 1986; Гаджиев, 1986; Гвоздецкий, Михайлов, 1987; Кравченко, 1992; и др.) и закономерностей распределения растительности в колонках высотной поясности каждого из участков (Никитина, 1954; Фет, Камахина, 1982; Нешатаева, 1985; Бабаев и др., 1986; и др.).

### Глава II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы материалы, собранные автором по общепринятой методике в 1977-1994 годах, в ходе экспедиционных, стационарных и полустационарных исследований на территории Кавказского перешейка и южных районов республик Средней Азии. В общей сложности проанализированы наблюдения в природе более, чем за 2500 особями и обработано около 3000 экз. амфибий и рептилий, хранящихся в Кавказском заповеднике (Сочи), Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург), Зоологическом музее МГУ (Москва), Государственном музее Грузии (Тбилиси), Отделении зоологии Гетеборгского университета (Швеция), Зоологическом музее Цюрихского университета (Швейцария), Отделении герпетологии Калифорнийской Академии Наук (США), Зоологическом музее Берлина (Германия), Институте зоологии АН Туркменистана (Ашхабад), Зоологическом институте АН Армении (Ереван), Музее природы Харьковского университета (Украина) и ряде локальных небольших коллекций. Были изучены также типовые экземпляры и серии, относящиеся к родам *Vipera*, *Testudo*, *Bufo*.

Таксономический анализ ряда вызывающих споры комплексов видов включал методы классической морфологии и применение генетико-биохимических методов. Особо следует выделить материалы, собранные по совместной Российско-Шведской программе исследований щитоголовых гадюк Кавказа и Армянского нагорья. Для проведения стандартного горизонтального электрофореза (Harris, Hopkinson, 1976; Murphy et al., 1990) были использованы ткани печени и скелетной мускулатуры 79 экз. гадюк, представителей 7 видов. Электрофорез был проведен специалистом Института генетики Упсальского университета (Швеция) М.Хоггреном. Анализ биохимических и морфологических характеристик проведен совместно с д-ром Е.Нильсоном (Гетеборгский университет, Швеция), с использованием компьютерных программ PAUP (Swofford, 1991) и UPGMA (Hillis, Moritz, 1990). Для изучения некоторых

особенностей скелета гадюк было отснято 11 рентгенограмм на рентген-аппарате ТУР-700-Д.

Внутривидовая географическая изменчивость ряда фоновых видов изучена с использованием стандартных статистических методов (Лакин, 1980).

В ходе исследований был разработан метод использования корреспондирующих видов растений и составлены геоботанические описания (Алехин, 1938а) ландшафтных выделов с целью индикации возможного нахождения представителей различных эколого-географических групп, с последующей аргументацией единого прохореза биоты в горных регионах Кавказа и Средней Азии. Ландшафтные единицы выделялись по высотно-экологическому принципу, в основу описания входила типология растительности Кавказа (Тамамшева, 1930; Шишкин, 1930; Сосновский, 1930; Шифферс, 1953; Гулисахвили и др., 1975) и Средней Азии (Коровин, 1934; Никитина, 1954; Агаханянц, 1965; Запругаева, 1976; и др.). Растения определялись по основным определителям ( Гроссгейм, 1949; Косенко, 1970; Колаковский ,1980-1986; Никитин, Гельдиханов, 1988).

Химический состав воды в нерестилищах амфибий определяли по стандартным методикам ("Унифицированные методы анализа вод СССР", 1978; "Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши", 1977). Более 300 проб воды из нерестилищ 8 видов амфибий были представлены длиной рядов от 8 (*Triturus karelinii*) до 91 (*Rana macrocnemis*). Анализ проведен С.Ю.Береговой, компьютерная обработка - Е.А.Рыбак.

Зоогеографический анализ проведен на основе ландшафтно-экологического метода, широко используемого зоогеографами (Мензбир, 1934; Верещагин, 1959; Щербак, 1981; Werner, 1988; Shcherbak, 1994), с модификациями (Anderson, 1968). Особое внимание уделялось фито-ландшафтным условиям на маршрутах и профилях. Анализ литературы по палеозоологическому материалу позволял судить о палеоареалах или территориях раннего распространения и времени появления тех или иных видов в различных палеоценозах. Изучение родственных взаимоотношений внутри выделенных групп родства (морфологически, генетико-биохимически) - давало возможность предполагать области происхождения (по концентрации примитивных форм), а современная хорология видов во взаимосвязи с историей становления фито-ландшафтов - пути распространения видов различных групп родства, согласно тезису о единстве совершаемого прохореза всем сообществом, ранее адаптированным к конкретным условиям (Серебровский, 1936; Меницкий, 1984; Чхи-квадзе, 1991).

В основу изучения редких видов амфибий и рептилий легли рекомендации Красных книг СССР (1984) и РСФСР (1983); оценка состояния и типологии редких сообществ проведена по разработанной нами методике (Туниев и др., 1988).

## Глава III. КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ ГЕРПЕТОФАУНЫ АЛЬПИД КАВКАЗА И СРЕДНЕЙ АЗИИ

### **III.1. Герпетологические исследования на Кавказском перешейке.**

Более двух столетий охватывает период изучения амфибий и рептилий Кавказа, начиная с классических трудов русских академиков и путешественников XVIII века И.А. Гюльденштедта (Guldenstadt, 1787) и С.Г. Гмелина (1785). Период накопления фаунистических сведений связан со многими выдающимися именами (Pallas, 1811; Eichwald, 1831; 1841; Двигубский, 1832; Menetries, 1832; Eversmann, 1834; Hohenacker, 1837; Nordmann, 1840; Berthold, Wagner, 1850; Filippi, 1863). Исключительную роль в изучении животного мира Кавказа сыграл основанный в 1865 г. в Тифлисе Кавказский музей (ныне Государственный музей Грузии), во главе с Г.И. Радде. Продолжившиеся экспедиционные исследования отражены в работах известных зоологов (Schneider, 1878; Strauch, 1873; Bedriaga, 1886; Көсслер, 1878; Богданов, 1888; Кулагин, 1888), которые помимо личных сборов использовали материалы А. Брандта, И. Полякова, С. Зеллинского, Н. Насонова, К. М. Бэра, П. Р. Фрейберга, Н. А. Зарудного. После окончания Кавказской войны (1864) начинаются исследования северо-западного Кавказа Н. Я. Динником, К. Н. Россиным, А. Бряньским, А. Завадским, Г. Х. Шапошниковым, Э. Ютнер, И. Бездухом, В. Константиновым, П. Виноградовым-Никитиным и мн. др., наряду с продолжающимися фаунистическими работами в различных районах Закавказья (Дерюгин, 1899; 1901; Boettger, 1886; 1892a; 1899; Mehely, 1894; 1909; Elpatjewsky, Sabanejew, 1906; Zugmayer, 1906; Ляйстер, 1908a, б; Браунер, 1903; 1905; Силантьев, 1903; Никольский, 1905; 1909a, б; 1910a, б, в; Сатунин, 1906; Кириченко, 1910; Шелковников, 1912; Нестеров, 1911; 1912; 1916; Lantz, 1913; Wolterstorff, 1914; Царевский, 1915a, б, в; 1916; Морич, 1916; 1917; и др.). Важным событием было появление в 1913 г. монографии А. М. Никольского "Пресмыкающиеся и земноводные Кавказа".

В 30-40е годы XX столетия начинает развиваться эколого-фаунистическое направление (Барач, 1925; Туров, 1928; Динник, 1926; Герентьев, 1926; Ростомбеков, 1930; 1939; Красовский, 1929; 1933; Беме, 1928; Сухов, 1929; Чернов, 1926; 1929; 1939; Ляйстер, 1930; Бартенев, Резникова, 1935; Шибанов, 1935; Красавцев, 1941; Богачев, 1938; Чантуришвили, 1937; 1940; Соболевский, 1929; и др.).

Особенно большого размаха герпетологические исследования достигли в 40-70х годах, как на Кавказе, так и в сопредельных районах Турции и Ирана (Даль, 1944-1953; Vodenheimer, 1944; Даревский, 1953; 1959; Балавадзе, 1959; Кутубидзе, 1950; Джанашвили, 1951; Мухелишвили, 1961-1972; Сикмашвили, 1967; Жордания, 1069; Бакрадзе, 1971-1976; Джафаров, 1945; 1949; Алекперов, 1954-1978; Дроздов, 1964, 1966; Шарифов, 1974; Алиев, 1973-1977; Хонякина, 1953-1970; Банников, 1951; 1954; Верещагин, 1958; Орлова, 1973-1978; и мн. др.).

Предметом особого интереса герпетологов являлись многочисленные виды кавказских ящериц рода *Lacerta* (Даревский, 1967; Даниелян, 1967; 1968; Бакрадзе, 1977a; Щербак, 1962; Лукина, 1963; Трофимов, 1981; Даревский, Ведмедеря, 1977; Даревский, Даниелян, 1977; Даревский, Лукина, 1977; Орлова, 1975; 1978a, б; Bischoff, 1982; 1984; Orlova, Bischoff, 1984; Peters, 1958; 1960; Peters, Muskhelishwili, 1968; Darevsky, Eiseit, 1980; Eiseit, Darevsky, 1992; Moritz et al., 1992; Eiseit et al., 1993a, б; и др.), бурые лягушки Кавказа (Ищенко, Пястолова, 1973; Боркин, 1977; 1986; Ищенко, 1978; 1987; Логвиненко, Прялкина, 1987; Прялкина, 1989) и гадюки Кавказа и Армянского нагорья (Basoglu, 1947; Kretz, 1972; Eiseit, Baran, 1970; Mertens et al., 1967; Nilson, Andren, 1984; 1985a, б; 1986a, б; 1987; 1992; Ведмедеря и др., 1986; Орлов, Туниев, 1986a; Billing et al., 1990; Schatti et al., 1991; 1992; Bohme, Joger, 1983; Nilson et al., 1990).

Накопление материалов способствовало проведению ревизий и описанию новых форм (Ахмедов, Щербак, 1978; Чхиквадзе, Туниев, 1986; Орлов, Туниев, 1986б; Орлова, Туниев, 1989; Чхиквадзе, Бакрадзе, 1991; Тарташвили, Бакрадзе, 1989).

Наконец, следует упомянуть о многочисленных работах последних лет, посвященных различным аспектам экологии и охраны редких представителей герпетофауны Кавказа.

### **III.2. Изучение герпетофауны альпид Туркменистана.**

Начало описания герпетофауны этого региона связано с выходом работы Эйхвальда (Eichwald, 1831). Накопление фаунистических сведений отражено в ряде основополагающих работ (Boettger, 1888; Zarudnoy, 1889; 1897; Никольский, 1896a; 1900; 1903a, б; 1907; Васильев, 1904; Михайловский, 1904; Lantz, 1918; Elpatjewsky, Sabanejew, 1906; Морич, 1929; Лаптев, 1934).

40-60е годы связаны с именами таких видных ученых, как С.А.Чернов (1934; 1940; 1949), В.Г.Гептнер (1945; 1954), Г.П.Дементьев, Е.П.Спангенберг, А.К.Рустамов (1947), О.П.Богданов (1954-1970). Последнему автору принадлежит особая заслуга в многолетних исследованиях герпетофауны Туркменистана, ряде новых фаунистических находок (Богданов, 1956а,б; 1962; 1965; 1970; Богданов, Потопольский, 1956). Большой вклад в изучение герпетофауны альпид Туркменистана, как и Средней Азии в целом, был сделан чл.-кор. АН Украины - Н.Н.Щербак (1972; 1979а,б). В этот же период начинаются бурные исследования туркменских герпетологов - С.М.Шаммакова (1964а,б; 1966а,б; 1968; 1969; 1971; 1977) и супругов А. и Ч. Атаевых (Атаев, 1966а,б; 1969; 1974; 1993а,б; Атаев и др., 1968; Атаева, 1981а,б; 1985; Атаев, Атаева, 1981). Дальнейшие многочисленные фаунистические, таксономические и экологические работы выдвинули альпиды Туркменистана в число наиболее изученных в герпетологическом плане районов бывшего СССР (Шукуров, 1962; Хомустенко, 1981; 1982; Ананьева, Орлов, 1977; Скалон, 1982; Данов, 1985; Макеев, 1985; Старков, 1989; Рустамов, 1972; Второв и др., 1978; Целлариус, Черлин, 1981; Атаев, Сапарова, 1986; Даревский, 1978; Писанец, 1978а,б; Чиквадзе и др., 1990; Горелов, Лукаревский, 1990; Атаев и др., 1991; Туниев и др., 1991; Чикин, 1991; Zerova, Chikin, 1992; Чикин, Щербак, 1992; Tuniyev, Shammakov, 1993; и мн.др.).

Большое значение имели две монографии, вобравшие в себя многолетние исследования авторов и весь объем предыдущей информации (Шаммаков, 1981; Атаев, 1985).

Насыщенность альпид Туркменистана узкоареальными, периферийными и угнетенными видами способствовала появлению большого числа работ по проблемам сохранения редких и исчезающих представителей герпетофауны (Андрушко, Миккау, 1964; Даревский, 1977; 1981б; Щербак, 1985; Макеев, 1978; Шаммаков, Атаев, 1971; 1990; Атаев, 1976а; Богданов, Сударев, 1988; Зинченко, Рижков, 1989; Атаев и др., 1978; 1991; Рустамов, Щербак, 1987; Рустамов и др., 1988).

По иранской и афганской частям сопредельных территорий выделяются работы Р.Мертенса (Mertens, 1956; 1957), А.Левитона и С.Андерсона (Anderson, Leviton, 1966а,б; Anderson, 1968; 1974; 1978а,б; 1985; Leviton, Anderson, 1970а,б; Leviton, 1977а,б), ряд частных статей (Clark et al., 1966; Joger, 1987; Nilson, Andren, 1978; Andren, Nilson, 1979а,б) и монографий (Gasperetti, 1977; Minton et al., 1970; Latifi, 1991).

Накопившийся фактический материал способствовал появлению ряда зоогеографических работ (Даревский, 1981б; Атаев, 1987; Рустамов, 1981а,б; Shcherbak, 1982; 1994; и др.).

Следует особо выделить начавшееся с 1989 года последовательное изучение герпетофауны Восточного Колетдага сотрудниками лаборатории герпетологии и териологии Института зоологии АН Туркменистана, под руководством проф. С.М.Шаммакова, при постоянном участии автора. В результате были получены сведения о ранее неисследованном обширном секторе Туркмено-Хорасанских гор (Tuniyev et al., 1992).

### **III.3. Развитие герпетологических исследований в Кухистане и на Западном Памире.**

История изучения фауны амфибий и рептилий интересующего нас сектора Памиро-Алая, как правило, неразрывно связана с общими исследованиями горных областей Памира и Тяньшаня, где начало коллектированию было положено А.П.Федченко (1870), материалы которого были обработаны А.М.Никольским (1899а), А.А.Штраухом (Strauch, 1873;1887). В конце XIX - начале XX столетия герпетологические сборы в Гиссаро-Дарвазе и на Западном Памире проводились В.Ф.Руссовым, А.Э.Регелем, Г.Е.Грум-Гржимайло, С.А.Лидским, Б.Л.Громбачевским, Д.К.Глазуновым, Л.С.Барцевским, А.Н.Казнаковым, Н.В.Богоявленским, Б.А.Федченко, Л.С.Берг, В.Рикмер-Рикмерсом, Н.А.Зарудным, Л.А.Молчановым, Н.А.Бобринским, В.Я.Лаздиным и др. По этим материалам публикуется ряд работ, включающих описание новых видов (Nikolsky,1896; Никольский, 1897; 1899а,б; 1911; Елпатьевский, 1901; Ведига, 1907; Царевский, 1915б; 1918; Werner, 1930). Дальнейшая история изучения герпетофауны Памиро-Алая и сопредельных регионов неразрывно связана с именем выдающегося отечественного зоолога, проф. С.А.Чернова (1935; 1945; 1949; 1959).

В 40-60х годах осуществляются экспедиции В.М.Антипина, А.В.Гвоздева, С.К.Даля (1936), М.В.Калужиной (1951), А.Б.Кистяковского (1950) и др. Видное место в этот период занимали паразитологические исследования под руководством академика Е.Н.Павловского, включающие большие сборы герпетологического материала.

Современный период во многом связан с работами герпетологов Таджикистана и Узбекистана (Ядгаров, 1971; Саид-Алиев, 1973; 1975; 1977; Сатторов, 1977; 1985; Муратов,

1985; Ржепаковский, 1985; Сатторов, Мухаммадулов, 1989; и др.). Интерес к этому региону возрос и в связи с рядом неопределенных форм (Андрушко, 1973; Писанец, 1977; Ананьева и др., 1981; Еремченко, Панфилов, 1990; Еремченко и др., 1992; Ананьева, 1992; и др.), а также новым этапом эколого-фаунистических исследований (Орлов, 1981; Шенброт, Куликов, 1985; Черлин, Чикин, 1991) и новыми находками фоссильного материала (Несов, 1973; 1981; 1991; Хозацкий, Несов, 1979; Казнышкин, 1985; Несов, Казнышкин, 1985; Шарапов и др., 1989; Амиранашвили, 1989; и др.).

Интерес представляют также работы по афганской части Афгано-Таджикской депрессии и сопредельным с Памиром районам Гиндукуша, Тибета, Тяньшаня (Clark et al., 1969; Anderson, Leviton, 1967a,b; Kral, 1969; Reilly, 1983; Еремченко, Щербак, 1980б; 1984; Голубев, Щербак, 1981; Ananjeva et al., 1990; Joger, 1986; 1991; Joger, Arano, 1987; Zhao, Adler, 1993).

## **Глава IV. ФАУНИСТИЧЕСКИЙ ОБЗОР И ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ЗАМЕЧАНИЯ**

Герпетофауна альпид Кавказа и Средней Азии представлена 16 видами амфибий и 132 видами рептилий. В соответствии со степенью изученности отдельных отрезков рассматриваемых альпид, в данной главе был выбран дифференциальный подход к освещению видового состава герпетофауны: для Кавказа мы ограничились указанием наиболее интересных новых локалитетов, существенно дополняющих, либо меняющих сложившиеся представления о хорологии видов; для таких длительно изучаемых территорий, как Западный-Центральный Копетдаг и Балханы был применен профильный вариант описания с учетом высотно-экологических поясов и максимальным охватом характерных фито-ландшафтов; наконец, наименее изученные отрезки, как Восточный Копетдаг и Западный Памир, освещены максимально полно с детальным описанием маршрутов, полустационаров и фаунистических находок.

### ***IV.1. Новые точки находок амфибий и рептилий на Кавказском перешейке.***

Герпетофауна Кавказа включает 14 видов амфибий и 78 - рептилий. Для 54 видов указаны новые находки, в том числе для таких редких, или считавшихся узколокальными формами, как *Mertensiella caucasica djanaschvilii*, *Triturus karelinii*, *Bufo verrucosissimus turowi*, *Lacerta clarkorum*, *Natrix megaloccephala*, *Rhynchocalamus melanocephalus satunini*, *Vipera kazarovi* и др.

### ***IV.2. Герпетофауна Западного-Центрального Копетдага и Балханов.***

Впервые дано фронтальное описание и сравнение герпетофауны по профилю, пересекающему Западный Туркменистан от песчаной пустыни Каракум на севере до хр. Монжуклы на юге. Материалы, полученные на 10 условных фито-ландшафтных единицах этого профиля сопоставлялись с аналогичными данными по герпетофауне Большого Балхана, Центрального Копетдага и долины р.Чандыр. На основном профиле, протяженностью около 200 км было найдено 49 видов рептилий (62% от общего списка герпетофауны Туркменистана). По характеру высотного распределения здесь были выделены стенотопные равнинные виды (стенотопы песчаной пустыни; стенотопы глинистой пустыни; стенотопы гид-

ро- и мезофилы), эвритопные равнинные виды, стено- и олиготопные горные виды (виды предгорий и нижних горных поясов; среднегорно-высокогорные виды), эвритопные горные виды и виды-убиквисты. Сравнение фаунистического богатства гор и равнин показало незначительное преобладание числа равнинных видов, а анализ герпетофауны Западного Копетдага и Малого Балхана показал бедность горными элементами последнего (*Cyrtopodion spinicauda*, *Laudakia caucasia*, *Coluber rhodorhachis*). В настоящее время трудно прийти к однозначному ответу, сумели ли только эти виды проникнуть сюда в более влажные периоды, или - второе: суровые современные климатические условия Малого Балхана (главным образом жестокий ветровой режим) обусловили сохранение лишь небольшой части из обитавших здесь ранее горных видов. На профиле наиболее богата фауна долины р.Сумбар (30 видов), для которой оригинальны *Emys orbicularis* и *Mauremys caspica*. Минимальный список рептилий (5 видов) отмечен на такырах Кюрендагского коридора, являющихся уникальным биотопом для *Phrynoscephalus helioscopus* и *AIsophylax laevis*. На самом Копетдаге наиболее представительная фауна отмечена в нижних поясах обоих склонов (23 вида), с такими оригинальными видами, как *Eumeces schneideri*, *Eublepharis turcmenicus*, *Ophites striatus*, *Oligodon taeniolatus*, *Pseudocyclophis persicus*. Герпетофауна верхних поясов Западного Копетдага беднее: в поясе горных степей и микротермных шибляков - 17 видов, на полупустынно-степном Сайвано-Нохурском плато - 19 видов, наименьшее число отмечено в можжевельниковых редколесьях. Из оригинальных рептилий высокогорья следует указать *Eryx elegans*, *Agkistrodon halys* и *Eirenis medus*.

Сравнение фауны различных типов пустынь на нашем профиле показало, что песчаная пустыня в силу большего разнообразия микробiotопов богаче и самобытнее, чем глинистая. С подвижностью песков связывается усиление процессов видообразования и у растений (Каленов, Мухамедов, 1992).

Отмеченная на Западном Копетдаге схема вертикального распределения рептилий повторяется и на Центральном Копетдаге, где в связи с большими гипсометрическими отметками хорошо развит пояс горных степей и имеются фрагменты субальпийских лугов. Возрастание мезофильности в высокогорье Центрального Копетдага способствует появлению здесь *Lacerta defilippi*, тогда как увеличение аридности нижних поясов Центрального Копетдага приводит к выпадению целого ряда равнинных гидро- и мезофильных видов (*Emys orbicularis*, *Mauremys caspica*, *Lacerta strigata*, *Coluber schmidtii*).

Незначительные высоты и сухость ландшафтов Кюрендага способствуют сохранению лишь основного ксерофильного ядра предгорных видов, хотя уже *Eremias strauchi* здесь встречается лишь в пригребневых участках и полностью отсутствуют как представители верхних поясов Центрального-Западного Копетдага, так и равнинные гидро- и мезофи-

лы. Наконец, из представителей горной фауны на Большом Балхане сохраняются лишь два вида (*Laudakia caucasia*, *Ablepharus rannonicus*), тогда как остальные рептилии представлены широкораспространенными равнинными видами. Своеобразие этого хребта заключается в обитании и значительном подъеме в горы *Phrynoscephalus ocellatus bannikowi*.

#### **IV.3. Герпетофауна Восточного Копетдага.**

Материалы Восточно-Копетдагских экспедиций 1990-1993 гг. позволили заштриховать еще одно "белое пятно" в фаунистической герпетологии: здесь были найдены 3 вида амфибий и 30 - рептилий, хотя вероятно нахождение еще 4 видов, известных из сопредельных районов Ирана (Anderson, 1968; Latifi, 1991), в том числе *Natrix tessellata*, *Malpolon monspessulanus*, *Pseudocerastes persicus*, *Agamura persica*.

На подгорной равнине, с незначительными иррадиациями по долинам рек вглубь горной страны, отмечены *Varanus griseus*, *Mesalina guttulata*, *Coluber karelini*, *Spalerosophis diadema*, *Lytrochynchus ridgewayi*, *Boiga trigonatum*, *Psammophis lineolatum*. Для поясов холмов и предгорий, до 1000 м н.у.м. фоновыми многочисленными видами являются *Agrionemys horsfieldi*, *Cyrtopodion caspius*, *Eumeces taeniolatus*; фоновыми, но немногочисленными - *Trapelus sanguinolentus*, *Laudakia erythrogastra*, *Mabuya aurata*, *Eremias velox*, *Typhlops vermicularis*, *Coluber rhodorhachis*, *Pseudocyclophis persicus*, *Psammophis schokari*, *Vipera lebetina*; спорадично встречающимися - *Bufo danatensis*, *Rana ridibunda*, *Cyrtopodion spinicauda*, *C.longipes*, *Eumeces schneideri*, *Pseudopus apodus*, *Coluber ravergieri*, *Naja oxiana*; редкими - *Eublepharis turcmenicus*, *Eryx miliaris*, *Coluber nummifer*, *Ophites striatus*. В среднегорном поясе (там, где он выражен) фоновыми видами являются *Laudakia caucasia*, *Pseudopus apodus*, *Vipera lebetina*; обычные, но немногочисленны - *Agrionemys horsfieldi*, *Cyrtopodion caspius*, *Typhlops vermicularis*; спорадично распространены *Bufo viridis*, *Cyrtopodion spinicauda*; редки *Eumeces taeniolatus*, *Trapelus sanguinolentus*, *Eremias velox*.

Полученные сведения о распространении и численности ряда видов на Восточном Копетдаге позволили пересмотреть их статус. Так, считавшиеся редкими или узкоареальными *Laudakia erythrogastra*, *Psammophis schokari*, *Cyrtopodion longipes* - достаточно широко распространены по Восточному Копетдагу. Граница между Восточным и Центральным Копетдагом, примерно является и западным пределом распространения этих видов по туркменской части Копетдага.

#### **IV.4. Материалы к герпетофауне Бадхыза и Карабиля.**

За период наших исследований в Бадхызе было отмечено 2 вида амфибий и 30 - рептилий, в Карабиле - 12 видов рептилий и в долине верхнего течения р.Мургаб - 2 вида амфибий и 12 - рептилий. В горной части Бадхыза впервые отмечено обитание *Cyrtopodion turcmenicus*, вместе с тем, ряд рептилий не был зафиксирован. Если *Bunopus tuber-*

culatus, Chalcides ocellatus, Laudakia caucasia крайне редки и встречаются локально на данной территории (Даревский, 1981а; Щербак, Голубев, 1986), то отсутствие других видов в период наших наблюдений подтверждает высказанное И.С.Даревским (1977) предположение о возможных пульсациях ареалов и колебаниях численности у ряда видов герпетофауны юга Туркменистана, что было подкреплено также материалом А.Ю. Целлариусом (1992). Сопоставление наших результатов учетов численности с аналогичными материалами прошлых лет (Гептнер, 1945; Богданов, 1954; Второв и др., 1978; Целлариус, 1992) свидетельствуют не только о периодических изменениях численности рептилий, но и о пространственных перестройках структуры их популяций.

В период наших исследований фоновыми представителями герпетофауны в каменистых щелях пригребневой части хр.Гяз-Гядык (800- 1000 м н.у.м.) являлись *Agrionemys horsfieldi*, *Laudakia erythrogastra*, *Cyrtopodion longipes*, *Pseudopus apodus*, *Eumeces taeniolatus*, *E.schneideri*, *Typhlops vermicularis*, *Coluber rhodorhachis*. Для куэстовых хребтов и останцев района корд.Акар-Чешме (700-800 м) фоновыми видами являлись *A. horsfieldi*, *E. taeniolatus*, *Ablepharus pannonicus*, *T. vermicularis*. В перестойных фисташниках холмогорья у корд.Кепеле (600 м) доминировали *A. horsfieldi*, *T. sanguinolentus*, *A. pannonicus*, *C. caspius*. В бэдлендах урочища Зеякли (500-600 м) преобладающими элементами герпетофауны являлись *A. horsfieldi*, *E. taeniolatus*, *T. sanguinolentus*. В бессточных впадинах, в частности, в Еройлан-Дузе (450 м) фоновыми видами отмечены *C. caspius*, *Echis multisquamatus*. Наконец в прирусловых биотопах р.Кушка доминировали *Bufo viridis*, *Rana ridibunda*, *A. horsfieldi*, *T. sanguinolentus*, *P. apodus*, *E. velox*.

В западной части Карабиля (400 м) в период исследований фоновыми видами являлись *A. horsfieldi*, *C. caspius*, *T. sanguinolentus*, *E. schneideri*, *E. velox*, *P. lineolatum*, тогда как в дериватах тугайных ценозов долины верхнего течения р.Мургаб доминировали *E. velox*, *Ptyas mucosus*, *Naja oxiana*, *Vipera lebetina*.

#### **IV.5. Герпетофауна западной части Памиро-Алая.**

В фаунистическом аспекте Гиссаро-Дарваз изучен значительно полнее Западного Памира: материалы обобщены в монографиях С.А. Чернова (1959) и С.А. Саид-Алиева (1979). Незначительные сборы из зарубежной части Западного Памира (район Ишкашима) и Афгано-Таджикской депрессии (окр. Файзабада) хранятся в Отделении герпетологии Калифорнийской Академии Наук (Anderson, Leviton, 1969). Наши исследования проводились на обширном профиле, пересекающем весь Гиссаро-Дарваз и Западный Памир от Джизакской степи до р.Шахдара. Всего было отмечено 46 видов амфибий и рептилий, однако распределены они по территории крайне неравномерно. В равнинной и холмистой пустынных частях западного Кухистана встречается 40 видов, в том числе 19 отсутствующих на всей остальной, собственно горной террито-

рии (*Rana ridibunda*, *Cyrtopodion caspius*, *Crossobamon eversmanni*, *Alsophylax tadjikiensis*, *Laudakia caucasia*, *Phrynocephalus raddei*, *Ph. mystaceus*, *Ph. sogdianus*, *Varanus griseus*, *Ablepharus deserti*, *Eremias nigrocellata*, *E. lineolata*, *E. scripta*, *E. grammica*, *E. intermedia*, *Eryx tataricus speciosus*, *Boiga trigonatum*, *Spalerosophis diadema*, *Echis multisquamatus*). В Гиссаро-Дарвазе отмечено обитание 29 видов, в том числе *Laudakia chernovi*, *Eremias nikolskii*, *Eryx tataricus vittatus* в интересующем нас регионе встречены только здесь. Фауна земноводных и пресмыкающихся Западного Памира крайне бедна и включает всего 9 видов, из которых характерными можно считать *Ablepharus darvazi*, *Asymblypharus alaicus*, *Laudakia himalayana*, *Coluber ravergieri*.

Впервые на Западном Памире был найден *Cyrtopodion fedschenkoii* и конкретизирована видовая принадлежность *Coluber ravergieri*. Для Дарваза впервые указано обитание *Laudakia lehmanni*, *Pseudopus apodus*, *Agkistrodon intermedius*, а для Гиссарского хребта - *Coluber karelini*. Кроме того, в бассейне р.Каратаг отмечены *Vipera lebetina* и *Agkistrodon intermedius*, ранее не указанные для этой части Гиссарского хребта.

#### ***VI.6. Систематический перечень герпетофауны альпид Кавказа и Средней Азии и таксономические замечания к нему.***

Из рассматриваемых нами регионов Кавказа и Средней Азии было описано более 150 форм амфибий и рептилий, многие из которых сведены в синонимы ныне известных 48 видов герпетофауны данной территории. По мере накопления фактического материала и включения в таксономический анализ новых, современных методик, значительно изменились представления об объеме и структуре таких семейств, как *Lacertidae*, *Agamidae*, *Viperidae*, *Gekkonidae*, однако и сегодня остается круг вопросов, связанных с систематическим положением и номенклатурой целого ряда видов.

В разделе приведен полный список амфибий и рептилий альпид Кавказа и Средней Азии (равнинное Предкавказье не учитывалось) и известные нам синонимы форм, описанные отсюда, с картами типовых локалитетов всех перечисленных форм. Обсуждается таксономическое положение всех видов амфибий и многих видов рептилий Кавказа и юга Средней Азии, для которых указаны существующие взгляды систематиков и материалы автора; отдельно отмечаются уклоняющиеся популяции, а также ошибочные или сомнительные указания и определения, несоответствия в синонимике и т.п. Внесены коррективы в указания типовых территорий таких форм, как *Pelodytes caucasicus*, *Eremias velox caucasicus*, *Lacerta saxicola brauneri*, *Ophiomorus chernovi*, *Vipera dinniki*.

Более подробно рассмотрены таксоны, подвергшиеся ревизии, или описанные при участии автора, в том числе *Bufo verrucosissimus* (с четырьмя подвидами), *Testudo graeca nikolskii*, *Laudakia erythrogastra nurgeldievi*, *Anguis fragilis*, *Pseudopus apodus*, *Coluber atayevi*, С. "karelini - rhodorhachis - complex", *Elaphe longissima*, *Natrix megaloccephala*, *Vipera "kaznakovi - complex"*, *Vipera "ursinii - complex"*.

<b>AMPHIBIA</b>	1	2
<b>Отряд Caudata</b>		
<b>I. Семейство Hynobiiidae</b>		
<b>I. Род Turanomolge Nikolsky, 1918</b>		
1. Turanomolge turkestanicus (Nikolsky, 1909)	-	+
<b>II. Семейство Salamandridae</b>		
<b>II. Род Mertensiella Wolterstorff, 1925</b>		
2a. Mertensiella caucasica (Waga, 1876)	+	-
2б. M.c.djanaschvili Tartarashvili & Bakradze, 1989	+	-
<b>III. Род Triturus Rafinesque, 1815</b>		
3. Triturus karelinii (Strauch, 1870)	+	-
4. T. vittatus ophryticus Berthold, 1846	+	-
5. T. vulgaris lantzi Wolterstorff, 1914	+	-
<b>Отряд Anura</b>		
<b>III. Семейство Bufonidae</b>		
<b>IV. Род Bufo Laurenti, 1768</b>		
6. Bufo danatensis Pisanetz, 1978	-	+
7а. B. verrucosissimus	+	-
7б. B. v.turowi Krasovsky, 1933	+	-
7в. B. v.circassicus Orlova & Tuniyev, 1989	+	-
7г. B. v.ssp.	+	-
8а. B. viridis Laurenti, 1768	+	-
8б. B. v.asiomontanus Pisanetz & Szczerbak, 1973	-	+
8в. B. v.turanensis Hemmer, Schmidler & Bohme, 1978	+	+
8г. B. v.oblongus Nikosky, 1896	-	+
<b>IV. Семейство Hylidae</b>		
<b>V. Род Hyla Laurenti, 1768</b>		
9. Hyla arborea schelkownikowi Cernov, 1926	+	-
10. H. savignyi Audoin, 1812	+	-
<b>V. Семейство Pelobatidae</b>		
<b>VI. Род Pelobates Wagler, 1830</b>		
11. Pelobates syriacus Boettger, 1889	+	-
<b>VI. Семейство Pelodytidae</b>		
<b>VII. Род Pelodytes Bonaparte, 1850</b>		
12. Pelodytes caucasicus Boulenger, 1896	+	-
<b>VII. Семейство Ranidae</b>		
<b>VIII. Род Rana Linnaeus, 1758</b>		
13. Rana camerani Boulenger, 1886	+	-
14. R. lessonae Camerano, 1882	+	-
15а. R. macrocnemis Boulenger, 1885	+	-
15б. R. m.pseudodalmatina Eiselt & Schmidtler, 1971	-	+
16. R. ridibunda Pallas, 1771	+	+

## REPTILIA

### Отряд Testudines

#### Подотряд Cryptodira

#### I. Семейство Emydidae

##### I. Род Emys A.Dumeril, 1806

1. Emys orbicularis (Linnaeus, 1758) + +

##### II. Род Mauremys Gray, 1870

2. Mauremys caspica (Gmelin, 1774) + +

#### II. Семейство Testudinidae

##### III. Род Agrionemys Khozatsky & Mlynarsky, 1966

- 3а. Agrionemys horsfieldi (Gray, 1844) - +

- 3б. A. h.rustamovi Ckhikvadze, Amiranashvili & Atayev, 1990 - +

##### IV. Род Testudo Linnaeus, 1758

- 4а. Testudo graeca armeniaca Ckhikvadze & Bakradze, 1991 + -

- 4б. T. g.ibera Pallas, 1811 + -

- 4в. T. g.nikolskii Ckhikvadze & Tuniyev, 1986 + -

### Отряд Squamata

#### Подотряд Sauria

#### III. Семейство Agamidae

##### V. Род Laudakia Gray, 1845

- 5а. Laudakia caucasia (Eichwald, 1831) + +

- 5б. L. c.triannulata Ananjeva & Atayev, 1984 - +

6. L. chernovi (Ananjeva, Peters & Rzepakovsky, 1981) - +

- 7а. L. erythrogastra (Nikolsky, 1896) - +

- 7б. L. e.nurgeldievi Tuniyev, Ataev & Shammakov, 1991 - +

- 8а. L. himalayana (Steindachner, 1867) - +

- 8б. L. h.bochariana Nikolsky, 1897 - +

9. L. lehmanni (Nikolsky, 1896) - +

##### VI. Род Phrynocephalus Kaup, 1825

10. Phrynocephalus helioscopus (Pallas, 1771) - +

- 11а. Ph. mystaceus Pallas, 1776 + -

- 11б. Ph. m.galli Krassowsky, 1932 - +

12. Ph. ocellatus bannikowi Darevsky, Rustamov & Shammakov, 1976 - +

13. Ph. persicus de Filippi, 1863 + -

14. Ph. raddei boettgeri Bedriaga, 1905 - +

15. Ph. sogdianus Cernov, 1959 - +

##### VII. Род Trapelus Olivier, 1804

16. Trapelus ruderatus (Olivier, 1804) + -

- 17а. T. sanguinolentus (Pallas, 1811) + -

- 17б. T. s.aralensis Lichtenstein, 1823 - +

#### IV. Семейство Anguillidae

##### VIII. Род Anguis Linnaeus, 1758

18. Anguis fragilis Linnaeus, 1758 + -

##### IX. Род Pseudopus Merrem, 1820

19a. <i>Pseudopus apodus</i> (Pallas, 1775)	+	+
19б. <i>P. a. thracicus</i> Obst, 1978	+	-
<b>V. Семейство Gekkonidae</b>		
<b>X. Род <i>Alsophylax Fitzinger, 1843</i></b>		
20. <i>Alsophylax tadjikiensis</i> Golubev, 1979	-	+
<b>XI. Род <i>Bunopus Blanford, 1874</i></b>		
21. <i>Bunopus tuberculatus</i> Blanford, 1874	-	+
<b>XII. Род <i>Crossobamon Boettger, 1888</i></b>		
22. <i>Crossobamon eversmanni</i> (Wiegmann, 1834)	-	+
<b>XIII. Род <i>Cyrtopodion Fitzinger, 1843</i></b>		
23a. <i>Cyrtopodion caspius</i> (Eichwald, 1831)	+	+
23б. <i>C. c. insularis</i> Akhmedov & Szczerbak, 1978	+	-
24. <i>C. fedtschenkoi</i> (Strauch, 1887)	-	+
25. <i>C. longipes microlepis</i> Lantz, 1918	-	+
26. <i>C. russowi</i> (Strauch, 1887)	-	+
27. <i>C. spinicauda</i> (Strauch, 1887)	-	+
28. <i>C. turcmenicus</i> (Szczerbak, 1978)	-	+
<b>XIV. Род <i>Eublepharis Gray, 1827</i></b>		
29. <i>Eublepharis turcmenicus</i> Darevsky, 1978	-	+
<b>XV. Род <i>Teratoscincus Strauch, 1863</i></b>		
30. <i>Teratoscincus scincus</i> (Schlegel, 1859)	-	+
<b>VI. Семейство Lacertidae</b>		
<b>XVI. Род <i>Eremias (Fitzinger in Wiegmann, 1834)</i></b>		
31a. <i>Eremias arguta transcaucasica</i> Darevsky, 1953	+	-
31б. <i>E. a. deserti</i> Gmelin, 1789	+	-
32. <i>E. grammica</i> (Lichtenstein, 1823)	-	+
33. <i>E. intermedia</i> (Strauch, 1876)	-	+
34. <i>E. lineolata</i> (Nikolsky, 1896)	-	+
35. <i>E. nigrocellata</i> Nikolsky, 1896	-	+
36. <i>E. nikolskii</i> Bedriaga, 1905	-	+
37. <i>E. persica</i> Blanford, 1874	-	+
38. <i>E. pleskei</i> Bedriaga, 1907	+	-
39. <i>E. regeli</i> Bedriaga, 1905	-	+
40. <i>E. scripta lasdini</i> Tsarevsky, 1918	-	+
41a. <i>E. strauchi</i> Kessler, 1878	+	-
41б. <i>E. s. kopetdaghica</i> Szczerbak, 1972	-	+
42a. <i>E. velox</i> (Pallas, 1771)	-	+
42б. <i>E. v. caucasica</i> Lantz, 1928	+	-
<b>XVII. Род <i>Lacerta Linnaeus, 1758</i></b>		
43a. <i>Lacerta agilis boemica</i> Suchov, 1929	+	-
43б. <i>L. a. brevicaudata</i> Peters, 1958	+	-
43в. <i>L. a. exigua</i> Eichwald, 1831	+	-
43г. <i>L. a. grusinica</i> Peters, 1960	+	-
43д. <i>L. a. iorensis</i> Peters & Muskhelischvili, 1968	+	-

44. <i>L. alpina</i> Darevsky, 1967	+	-
45. <i>L. armeniaca</i> Mehely, 1909	+	-
46. <i>L. brandti</i> de Filippi, 1865	+	-
47. <i>L. caucasica</i> Mehely, 1909	+	-
48. <i>L. chlorogaster</i> Boulenger, 1908	+	-
49. <i>L. clarkorum</i> Darevsky & Vedmederja, 1977	+	-
50. <i>L. daghestanica</i> Darevsky, 1967	+	-
51. <i>L. dahli</i> Darevsky, 1957	+	-
52. <i>L. defilippi</i> Darevsky, 1957	-	+
53a. <i>L. derjugini abchasica</i> Bischoff, 1982	+	-
53б. <i>L. d.barani</i> Bischoff, 1982	+	-
53в. <i>L. d.boehmei</i> Bischoff, 1982	+	-
53г. <i>L. d.orlowae</i> Bischoff, 1984	+	-
53д. <i>L. d.silvatica</i> Bartenef & Reznikova, 1931	+	-
54. <i>L. media</i> Lantz & Cyren, 1920	+	-
55. <i>L. mixta</i> Meheli, 1909	+	-
56. <i>L. parva</i> Boulenger, 1887	+	-
57. <i>L. parvula adjarica</i> Darevsky & Eiselt, 1980	+	-
58a. <i>L. portschinskii</i> Kessler, 1878	+	-
58б. <i>L. p.nigrita</i> Bakradze, 1967	+	-
59a. <i>L. praticola</i> Eversmann, 1834	+	-
59б. <i>L. p.pontica</i> Lantz & Cyren, 1919	+	-
60a. <i>L. raddei</i> Boettger, 1892	+	-
60б. <i>L. r.nairensis</i> Darevsky, 1967	+	-
61. <i>L. rostombekovi</i> Darevsky, 1957	+	-
62a. <i>L. rudis chechenica</i> Darevsky & Eiselt, 1991	+	-
62б. <i>L. r.macromaculata</i> Darevsky, 1967	+	-
62в. <i>L. r.obscura</i> Lantz & Cyren, 1936	+	-
62г. <i>L. r.svanetica</i> Darevsky & Eiselt, 1980	+	-
63a. <i>L. saxicola</i> Eversmann, 1834	+	-
63б. <i>L. s.brauneri</i> Mehely, 1909	+	-
63в. <i>L. s.darevskii</i> Szczerbak, 1962	+	-
63г. <i>L. s.szczerbaki</i> Lukina, 1963	+	-
64. <i>L. strigata</i> Eichwald, 1831	+	+
65. <i>L. unisexualis</i> Darevsky, 1966	+	-
66. <i>L. valentini</i> Boettger, 1892	+	-
<b>XVIII. Род <i>Mesalina</i> Gray, 1838</b>		
67. <i>Mesalina guttulata watsonana</i> Stoliczka, 1872	-	+
<b>XIX. Род <i>Ophisops</i> Menetries, 1832</b>		
68. <i>Ophisops elegans</i> Menetries, 1832	+	-
<b>VII. Семейство <i>Scincidae</i></b>		
<b>XX. Род <i>Ablepharus</i> (Fitzinger In Lichtenstein, 1823)</b>		
69. <i>Ablepharus bivittatus</i> (Menetries, 1832)	+	+
70. <i>A. chernovi</i> Darevsky, 1953	+	-

71. A. darvazi Jeriomtschenko & Panfilov,1990	-	+
72. A. deserti Strauch,1868	-	+
73. A. pannonicus (Fitzinger,1823)	+	+
<b>XXI. Род <i>Asymblepharus Jeriomtschenko &amp; Szczerbak,1980</i></b>		
74. <i>Asymblepharus alaicus</i> (Elpatjevsky,1901)	-	+
<b>XXII. Род <i>Chalcides Laurenti, 1768</i></b>		
75. <i>Chalcides ocellatus</i> (Forsskal,1775)	-	+
<b>XXIII. Род <i>Eumeces Wiegmann, 1834</i></b>		
76. <i>Eumeces schneideri princeps</i> Eichwald,1839	+	+
77. <i>E. taeniolatus</i> (Blyth,1854)	-	+
<b>XXIV. Род <i>Mabuya Fitzinger, 1826</i></b>		
78. <i>Mabuya aurata septemtaeniata</i> Reuss,1834	+	+
<b>XXV. Род <i>Ophiomorus Dumeril &amp; Bibron, 1839</i></b>		
79. <i>Ophiomorus chernovi</i> Anderson & Leviton,1966	-	+
<b>VIII. Семейство <i>Varanidae</i></b>		
<b>XXVI. Род <i>Varanus Merrem, 1820</i></b>		
80. <i>Varanus griseus caspius</i> Eichwald,1831	-	+
<b>Подотряд <i>Serpentes</i></b>		
<b>IX. Семейство <i>Boidae</i></b>		
<b>XXVII. Род <i>Eryx Daudin, 1803</i></b>		
81. <i>Eryx elegans</i> (Gray,1849)	-	+
82. <i>E. jaculus familiaris</i> Eichwald,1831	+	-
83а. <i>E. miliaris</i> (Pallas,1773)	-	+
83б. <i>E. miliaris nogaorum</i> Nikolsky,1910	+	-
84а. <i>E. tataricus</i> (Lichtenstein,1823)	-	+
84б. <i>E. t. speciosus</i> Tsarevsky,1915	-	+
84в. <i>E. t. vittatus</i> Cernov,1959	-	+
<b>X. Семейство <i>Colubridae</i></b>		
<b>XXVIII. Род <i>Boiga Fitzinger, 1826</i></b>		
85. <i>Boiga trigonatum melanocephala</i> Annandale,1904	-	+
<b>XXIX. Род <i>Coluber Linnaeus, 1758</i></b>		
86. <i>Coluber atayevi</i> Tuniyev & Shammakov,1993	-	+
87. <i>C. caspius</i> Gmelin,1789	+	-
88. <i>C. karelini</i> Brandt,1838	-	+
89. <i>C. najadum</i> (Eichwald,1831)	+	-
90. <i>C. nummifer</i> Reuss,1834	+	+
91. <i>C. ravigieri</i> Menetries,1832	+	+
92. <i>C. rhodorhachis</i> (Jan,1865)	-	+
93. <i>C. schmidti</i> Nikolsky,1909	+	+
<b>XXX. Род <i>Coronella Laurenti, 1768</i></b>		
94. <i>Coronella austriaca</i> Laurenti,1768	+	-
<b>XXXI. Род <i>Eirenis Jan, 1863</i></b>		
95. <i>Eirenis collaris</i> (Menetries,1832)	+	-
96. <i>E. medus</i> (Cernov,1949)	-	+

97. <i>E. modestus</i> (Martin, 1838)	+	-
98. <i>E. punctatolineatus</i> (Boettger, 1892)	+	-
<b>XXXII. Род <i>Elaphe Fitzinger, 1833</i></b>		
99. <i>Elaphe dione</i> (Pallas, 1773)	+	+
100. <i>E. hohenackeri</i> (Strauch, 1873)	+	-
101. <i>E. longissima</i> (Laurenti, 1768)	+	-
102. <i>E. persica</i> (Werner, 1913)	+	-
103. <i>E. quatuorlineata sauromates</i> Pallas, 1811	+	-
<b>XXXIII. Род <i>Lytorhinchus Peters, 1862</i></b>		
104. <i>Lytorhinchus ridgewayi</i> Boulenger, 1887	-	+
<b>XXXIV. Род <i>Malpolon Fitzinger, 1826</i></b>		
105. <i>Malpolon monspessulanus insignitus</i> Geoffroy, 1809	+	-
<b>XXXV. Род <i>Natrix Laurenti, 1768</i></b>		
106. <i>Natrix megaloccephala</i> Orlov & Tuniyev, 1986	+	-
107a. <i>N. natrix persa</i> Pallas, 1811	+	-
107b. <i>N. n. scutata</i> Pallas, 1771	+	+
108. <i>N. tessellata</i> (Laurenti, 1768)	+	+
<b>XXXVI. Род <i>Oligodon Boie, 1827</i></b>		
109. <i>Oligodon taeniolatus</i> (Jordan, 1853)	-	+
<b>XXXVII. Род <i>Ophites Wagler, 1830</i></b>		
110. <i>Ophites striatus bicolor</i> Nikolsky, 1903	-	+
<b>XXXVIII. Род <i>Psammophis Fitzinger, 1826</i></b>		
111. <i>Psammophis lineolatum</i> (Brandt, 1838)	+	+
112. <i>P. schokari</i> (Forsskal, 1775)	-	+
<b>XXXIX. Род <i>Pseudocyclophis Boettger, 1888</i></b>		
113a. <i>Pseudocyclophis persicus</i> (Anderson, 1872)	+	-
113b. <i>P. p. walteri</i> Boettger, 1888	-	+
<b>XL. Род <i>Ptyas Fitzinger, 1843</i></b>		
114. <i>Ptyas mucosus nigricens</i> Cernov, 1949	-	+
<b>XLI. Род <i>Rhynchocalamus Gunther, 1865</i></b>		
115. <i>Rhynchocalamus melanocephalus satunini</i> Nikolsky, 1899	+	-
<b>XLII. Род <i>Spalerosophis Jan, 1865</i></b>		
116. <i>Spalerosophis diadema schirasiana</i> Jan, 1865	-	+
<b>XLIII. Род <i>Telescopus Wagler, 1830</i></b>		
117. <i>Telescopus fallax iberus</i> Eichwald, 1831	+	-
118. <i>T. rhyonopoma</i> (Blanford, 1874)	-	+
<b>XI. Семейство <i>Crotalidae</i></b>		
<b>XLIV. Род <i>Agkistrodon Beauvois, 1799</i></b>		
119. <i>Agkistrodon halys caucasicus</i> Nikolsky, 1916	+	+
120. <i>A. intermedius</i> (Strauch, 1868)	-	+
<b>XII. Семейство <i>Elapidae</i></b>		
<b>XLV. Род <i>Naja Laurenti, 1768</i></b>		
121. <i>Naja oxiana</i> (Eichwald, 1831)	-	+
<b>XIII. Семейство <i>Typhlopidae</i></b>		

**XLVI. Род *Typhlops Oppel, 1811***

122. *Typhlops vermicularis* Merrem, 1820 + +

**XIV. Семейство *Viperidae***

**XLVII. Род *Echis Merrem, 1820***

123. *Echis multisquamatus* Cherlin, 1981 - +

**XLVIII. Род *Vipera Laurenti, 1768***

124. *Vipera ammodytes transcaucasiana* Boulenger, 1913 + -

125. *V. darevskii* Vedmederja, Orlov & Tuniyev, 1986 + -

126. *V. dinniki* Nikolsky, 1913 + -

127. *V. eriwanensis* (Reuss, 1833) + -

128. *V. kaznakovi* Nikolsky, 1909 + -

129a. *V. lebetina cernovi* Chikin & Szczerbak, 1992 - +

129б. *V. l. obtusa* Dwigubsky, 1832 + -

129в. *V. l. turanica* Cernov, 1940 - +

130. *V. lotievi* Nilson, Tuniyev, Hoggren, Orlov & Andren, 1995 + -

131. *V. raddei* Boettger, 1890 + -

132. *V. renardi* (Christoph, 1861) + -

Примечание: 1 - Кавказ; 2 - Средняя Азия

Отдельно следует выделить результаты изучения щиткоголовых гадюк Кавказа. Традиционно считалось, что на Кавказе обитают два вида щиткоголовых гадюк : *Vipera kaznakovi* и *V. ursinii*, с двумя подвидами (*V.u.renardi* - в Предкавказье и на Большом Кавказе и *V.u.eriwanensis* - на Армянском нагорье и Малом Кавказе). Изучение внешней морфологии представителей *V.kaznakovi* с Кавказского перешейка позволило разделить их на три вида: *Vipera kaznakovi* из колхидских лесных ценозов, *V.dinniki* из высокогорья Большого Кавказа и *V.darevskii* из района Мокрых гор в южной части Джавахетского нагорья (Ведмедеря и др., 1986; Орлов, Туниев, 1986а). Наиболее сложной и запутанной оставалась ситуация с видовой принадлежностью гадюк Центрального и Восточного Кавказа, при изучении которых помимо традиционной морфометрической обработки нами были использованы биохимические методы и кладистический анализ (Nilson et al., 1995). В целом, кладограммы, основанные на морфологии хорошо согласовывались с анализом, основанным на аллозимах и демонстрировали принадлежность к различнымкладам *Vipera kaznakovi*, *V.dinniki*, *V.lotievi* и *V.renardi*. В нашем исследовании четкая генетическая дисстанция между сравниваемыми таксонами показывает, что *V.renardi* с одной стороны и *V.eriwanensis* - *V.lotievi* с другой - являются эволюционно разделенными таксонами (Приложение, рис.).

Завершая перечень видов, обитающих в альпидях Кавказа и Средней Азии, нельзя не упомянуть виды, чье нахождение на данной территории возможно, либо дискусионно, а также о животных, встречающихся

ся в непосредственной близости от интересующего нас региона. В равнинном Предкавказье - это *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761) и *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768). В самое последнее время вновь был поднят вопрос об обитании *Chamaeleo chamaeleon* (Linnaeus, 1758) в Западной Грузии (Чхиквадзе, Бакрадзе, 1993; Бакрадзе, Чхиквадзе, 1992). *Cyrtopodion cotschy colchicus* Nikolsky, 1902 может быть найден в долине нижнего течения р. Чорох и ее притока - р. Аджарисцхали, а также в каньоне р. Ахурян у впадения в р. Аракс, поскольку ближайшие находки вида в Турции соседствуют с указанными районами (Нестеров, 1911; Flardh, 1983). В последнюю сводку герпетофауны СССР (Боркин, Даревский, 1987) был включен *Hemidactylus turcicus* (Linnaeus, 1756), однако Н.Н. Щербак и М.Л. Голубев (1986) считали эту находку (Обст, 1984) результатом случайного завоза или музейной ошибки. Не включен в наш список и *Ablepharus grauanus* (Stoliczka, 1872), известный по двум экземплярам из Таджикистана (Чернов, 1959; Топоркова, Степанов, 1977), т.к. ареал *A. grauanus* лежит значительно южнее: в Пакистане и Индии и, согласно ревизии рода *Ablepharus* (Еремченко, Щербак, 1986), здесь возникла путаница в определении. В отечественной литературе неоднократно обсуждался вопрос о возможном нахождении в приграничных районах с Ираном - *Pseudocerastes persicus* (Dumeril & Bibron, 1854). На наш взгляд, такая находка наиболее вероятна в Восточном Копетдаге. Авторы недавно описанного нового вида гадюки из комплекса "kaznakovi" - *Vipera pontica* (Billing et al., 1990) предположили, что он встречается помимо типовой территории (ущелье р. Чорох, Турция) еще и в окр. Гори в Грузии, на основании сообщения об атавистической форме *Vipera ammodytes transcaucasiana* из Гори, лишенной "носового выроста" (Biella, 1983). Возможность нахождения вида в Грузии допустима, но отсутствие документированных находок на этой территории свидетельствует о преждевременности включения вида в фауну Грузии. В каньоне нижнего течения Ахуряна возможно нахождение еще одного вида гадюк - *Vipera wagneri* Nilson & Andren, 1984, известного из правобережной части приустьевоего участка Ахуряна. Наконец, остается неясным таксономическое положение степной гадюки из Талыша, как и валидность *Vipera "ursinii" ebneri* Knoepffler & Sochurek, 1955, как таковой.

## Глава V. ГЕНЕЗИС И РАЗВИТИЕ ГЕРПЕТОФАУНЫ КAVKAZA

Герпетофауна Кавказского перешейка неоднородна по составу и распределению, что, по-видимому, является следствием различного возраста и генезиса ареалов видов.

### V.1. История идей.

В разделе рассмотрены различные взгляды зоологов и ботаников на биогеографическое положение и подразделение Кавказского перешейка, начиная с работ А.Р. Уоллеса (1876), Н.А. Северцова (1877), Р. Бюиссе (1867) и до настоящего времени. В них Кавказ помещен то в

Средиземноморье (Северцов, 1877; Никольский, 1913; Мензбир, 1934; Кузнецов, 1949; Верещагин, 1959; Rikli, 1964; Алехин, 1938а; Вульф, 1944; Гроссгейм, 1948; Малеев, 1946; Ильинский, 1937; Щербак, 1984; и др.), то в провинцию Европейских широколиственных лесов (Boissie, 1867; Рустамов, 1945; Кузнецов, 1950; Бобринский, 1951; Лавренко, 1958), разделен по гребню Большого Кавказа между указанными биохоронами (Wallace, 1876; Гааке, 1896; Пузанов, 1938; Тахтаджян, 1978; и др.), либо представлен в еще более дробном составе. Особое внимание уделено классической работе Н.К.Верещагина (1959) "Млекопитающие Кавказа", где под Средиземноморьем, учитывая его палеогеографическую сущность, понимается южная Европа (включая юг Украины и Крым), Северная Африка, Малая Азия, Кавказский перешеек (за исключением Приманьчя), Талыш и Эльбурсский хребет. Это толкование, принятое нами, в целом совпадает с границами флористического Средиземноморья M.Rikli (1946).

Для понимания современной картины распространения амфибий и рептилий важное значение имеет наличие на Кавказе как мезофильного (Туниев, 1990), так и ксерофильного ядра фауны (Даревский, 1957а; Щербак, 1984), общих для всего или большей частью для Восточного Средиземноморья. Однако, и здесь понимание объема средиземноморской группы варьирует у различных авторов (Соболевский, 1929; Vodenheimer, 1944; Даревский, 1957а; Anderson, 1968; Алекперов, 1978; Киреев, 1987; Тертышников, 1992; и др.).

## **V.2. Эколого-географические группы герпетофауны Кавказа.**

Изучение экологии амфибий и рептилий Кавказа, их современно-го распространения и распределения, с привлечением литературы по сопредельным странам, а также оценка фито-ландшафтных условий рассматриваемого региона и антропогенных изменений экосистем позволили выделить эколого-географические группы представителей герпетофауны, с достаточно четкими современными границами их ареалов.

Средиземноморская группа включает *Triturus karelinii*, *Pelobates syriacus*, *Testudo graeca*, *Mauremys caspica*, *Ophisops elegans*, *Lacerta media*, *L.strigata*, *L.praticola pontica*, *Pseudopus apodus*, *Ablepharus chernovi*, *Cyrtopodion cotschyi colchicus*, *Typhlops vermicularis*, *Eryx jaculus*, *Nartix natrix persa*, *N.tessellata*, *Elaphe hohackeri*, *E.quatuorlineata*, *Coluber najadum*, *C.caspicus*, *C.schmidti*, *Eirenis modestus*, *Telescopus fallax*, *Malpolon monspessulanus*, *Vipera lebetina*, *V.ammodytes*. К колхидской группе нами отнесены *Triturus vittatus ophryticus*, *T.vulgaris lantzi*, *Mertensiella caucasica*, *Bufo verrucosissimus*, *Pelodytes caucasicus*, *Lacerta derjugini*, *L.agilis grusinica*, *L.saxicola darevskii*, *L.s.brauneri*, *L.mixta*, *L.parvula*, *L.clarkorum*, *Natrix megaloccephala*, *Elaphe longissima*, *Vipera kaznakovi*. Генетически близка к колхидской - гирканская группа, куда включены

*Bufo cf. verrucosissimus*, *Lacerta chlorogaster*, *Elaphe persica*, и встречающиеся на Эльбурсе *Batrachuperus persicus*, *B.gorganensis*, *Rana macroscnemis pseudodalmatina*. Кавказская эколого-географическая группа представлена мезофильной западнокавказской подгруппой (*Rana macroscnemis*, *Nyla arborea schelkownikowi*, *Lacerta saxicola saxicola*, *L.alpina*, *L.caucasica*, *L.rudis svanetica*, *Vipera dinniki*) и гемиксерофильной восточнокавказской подгруппой (*Lacerta daghestanica*, *L.agilis boemica*, *L.a.iorensis*, *L.rudis chechenica*, *Vipera lotievi*). Последняя подгруппа проявляет тесные взаимосвязи с малокавказской горно-степной группой (*Rana camerani*, *Lacerta agilis brevicaudata*, *L.armeniaca*, *L.dahli*, *L.portschinskii*, *L.rostombekovi*, *L.unisexualis*, *L.valentini*, *Vipera darevskii*, *V.eriwanensis*). К переднеазиатской группе отнесены виды Армянского нагорья (армянская подгруппа) (*Phrynocephalus persicus*, *Eremias pleskei*, *Lacerta brandti*, *L.raddei*, *L.parva*, *Ablepharus bivittatus*, *Coluber nummifer*, *Eirenis collaris*, *E.punctatolineatus*, *Rhynchocalamus melanocephalus satunini*, *Vipera gaddei*), к которым в ирано-турецкой части нагорья добавляются *Neureergus crocatus*, *N.microspilotus*, *Salamandra salamandra semenovi*, *Vipera wagneri* и ряд партеногенетических ящериц. Остальные подгруппы переднеазиатской группы рассмотрены ниже (разд.VI.3). Наиболее искусственно объединенной следует признать т.н. европейскую группу (*Bufo viridis*, *Rana ridibunda*, *Emys orbicularis*, *Anguis fragilis*, *Lacerta agilis exigua*, *Natrix natrix scutata*, *Coronella austriaca*, *Vipera renardi*). Обсуждается автохтонность ряда указанных видов для Кавказа.

Помимо родственных взаимоотношений и характера современного распределения по ареалам, при выделении эколого-географических групп были использованы методы косвенного анализа экологических особенностей видов, в частности взяты такие критерии, как характер географической изменчивости (Туниев, 1994), суточная активность (Туниев, Унанян, 1983), а для амфибий - гидрохимический преферендум на нерестилищах ( по основным показателям: жесткость воды и сумма ионов).

Общеизвестно, что в горах, в зависимости от крутизны, экспозиции, литологии и т.п. склонов, отдельные высотно-экологические пояса могут взаимно проникать, меняться местами и выпадать полностью. Однако, кардинальная схема высотного распределения представителей различных эколого-географических групп вырисовывается следующим образом: на Западном Кавказе нижнюю горную ступень (до 200-400 м) занимают представители средиземноморской группы, выше сменяемые видами колхидской и кавказской групп, при единичном представительстве видов европейской группы во всех поясах гор; на Центральном Кавказе нижняя горная ступень (до 800 м) занята преимущественно европейской группой видов, сменяемых выше кавказской, при почти полном отсутствии представителей колхидской группы. На Восточном Кавказе нижняя ступень вновь занята средиземноморскими ви-

дами при участии переднеазиатских и туранских видов, выше появляются представители кавказской группы, вновь сменяемые в среднегорье хоть и обедненной, но средиземноморской группой видов. Верхние пояса гор Восточного Кавказа заняты представителями кавказской и европейской групп.

В Восточном Закавказье равнины и предгорья значительно обогащены туранскими видами, выше сменяемыми средиземноморскими и переднеазиатскими, тогда как средние и верхние пояса гор населены малокавказскими видами и представителями Армянского нагорья.

В Талыше, главным образом к нижним поясам гор, приурочены представители гирканской группы, тогда как в среднегорье преобладают переднеазиатский и средиземноморский фаунистические элементы.

### ***В.3. Мезофильные рефугиумы Кавказа.***

При сопоставлении ареалов эндемичных колхидских видов, распространение которых связано с лесными и луговыми формациями колхидского типа, наряду с Западным Закавказьем (собственно Колхидой) выделяются еще три района Кавказского перешейка с высоким представительством этих видов. К ним относятся Бело-Лабинский район северного склона Западного Кавказа, Хахетинский район (Лагодехи-Закаталы) на южном склоне Восточного Кавказа и Боржомский район в Восточном Закавказье (Туниев, 1990; Tuniyev, 1990). В данном разделе анализируются основные эколого-хорологические черты колхидских видов герпетофауны и описываются их основные рефугиумы; выделяются общие тенденции с распределением эндемичной колхидской флоры и характерной растительности (Альбов, 1895; Малеев, 1941; Гулисашвили и др., 1975; Колаковский, 1980; Адзинба, 1980).

Для колхидских видов герпетофауны характерны древность (сохранение с третичного периода), автохтонность, широкий диапазон географической изменчивости, для ряда видов (*Vipera kaznakovi*, *Lacerta clarkorum*, *L. agilis grusinica*) - угнетенность, наличие северо-колхидского известнякового и южно-колхидского (аджаро-лазистанского) вулканического центров формирования узко-эндемичных форм. Рептилии обладают общей тенденцией к меланизму, а амфибии - к низкотемпературным порогам размножения, что связывается с плейстоценовыми адаптациями. Современное распространение колхидских видов, за редким исключением, не выходит за пределы рефугиумов колхидской растительности или ее дериватов. Само существование 4 рефугиумов колхидской герпетофауны на Кавказском перешейке определено закономерностями высокого порядка - это территории со слабо изменившимися климатическими условиями, характеризующимися современным пересечением январской изотермы в  $-3^{\circ}\text{C}$  и изогипеты в 800 мм (Туниев, 1990). Относительно небольшой гирканский центр мезофильной герпетофауны занимает крайний юго-восток Кавказского перешейка - низинный и лесной Талыш. Большая часть этого рефугиума расположена на Каспийском склоне хр. Эльбурс в Иране, а закономерности его существования аналогичны таковым для колхидских рефугиумов.

#### **V.4. Ксерофильные рефугиумы Кавказа.**

Карта наложений ареалов видов выделенной нами средиземноморской группы выявила несколько участков с их высоким представительством. Крупнейший из них охватывает предгорные и среднегорные районы вокруг Куро-Араксинской низменности с участками, заходящими в предгорья Талыша (до Зуванда включительно) и на левобережье Аракса (исключая Араратскую долину и другие низинные участки вдоль р.Аракс). Второй участок выделяется на Каспийском побережье Дагестана. Серия участков на северном склоне Восточного Кавказа контрастирует с подавляющей территорией полного или почти полного отсутствия средиземноморских видов - это семиаридные котловины между Боквым и Скалистым хребтами (Гунибская, Итумкалинская, Таргимская, Армхийская, Садоно-Унальская и др.). Аналогично на Западном Кавказе выделяется узкая полоска Черноморского побережья от Анапы до Сухуми. Кроме того, достаточно высоко представительство средиземноморских видов в ущелье верхнего течения р.Кура и в Артвинской котловине р.Чорох в Турции.

В данном разделе анализируются современные фито-ландшафтные условия и известные флористические рефугиумы Кавказского перешейка (Краснов, 1894; Воронов, 1908; Гроссгейм, 1948; Галушко, 1974; Алтухов, 1967; Меницкий, 1984) и подробно описана герпетофауна каждого выделенного рефугиума. Взяв за основу секторальный многопоясный подход биогеографического анализа горных территорий, отмечено смещение вверх в горы с запада на восток и с севера на юг ландшафтов, коррелирующих условия, близкие к современному Средиземноморью, что связано с возрастающей аридизацией и увеличением радиационного балланса в восточном и южном направлениях. В соответствии с этим, ландшафтам, занятым средиземноморскими видами в нижней горной ступени от 0 до 600 м н.у.м. на Кавказе соответствуют Черноморский и Предгорно-Дагестанский рефугиумы, которые могут рассматриваться как эксклавы Восточно-Средиземноморской провинции. Все остальные средиземноморские рефугиумы Кавказа занимают более высокие горные ступени, уступая внизу пространство, или обогащаясь переднеазиатскими и туранскими элементами фауны.

На Кавказе средиземноморские виды герпетофауны, в целом, характеризуются автохтонностью и реликтовостью. Включение ряда рефугиумов в Восточное Средиземноморье (*sensu stricto*), а большей части Кавказа - в Средиземноморье (*sensu lato*) представляется достаточно обоснованным.

#### **V.5. История развития герпетофауны Кавказа и ее основных рефугиумов.**

Домиоценовая история Кавказа большинством авторов (Верещагин, 1959; Даревский, 1967; Алекперов, 1967; и др.) описывается как история тропического гористого острова в Тетисе с пышной влаголюбивой флорой. В любых горах возникают локальные условия эдафической

сухости, однако для развития ксерофильной растительности, как пояса, уже необходимы соответствующие изменения климата. Домиоценовая ископаемая герпетофауна Кавказа известна очень слабо (Габуниа, 1951; 1958; Бакрадзе, Чхиквадзе, 1988).

Со среднего сармата Кавказ становится полуостровом Переднеазиатской суши (Верещагин, 1959; Даревский, 1963; Меницкий, 1984), для которой считается установленным факт непрерывного существования горного пояса аридного климата с мелового периода, с соответствующими субтропическими гемиксерофильными фито-ландшафтами (Криштофович, 1954; Колаковский, 1974а,б). Таким образом, предполагается, что основание Кавказского полуострова испытывало уже значительную континентализацию и появлялись предпосылки для развития семиаридных ландшафтов в окружении гумидных. Взаимообмен флорой между Кавказом, Европой и Восточной Азией происходил до верхнего миоцена (Колаковский, 1974а), тогда как со среднего сармата процессы "бореализации" захватывают практически весь Кавказ (Палибин, 1935; Гроссгейм, 1936). Верхнемиоценовая фауна млекопитающих Передней Азии и соединявшихся с ней Кавказа, Крыма и Балкан обнаруживает большое сходство (Верещагин, 1959). Гроссгейм (1936) считал мзотис временем широкого проникновения на Кавказ южной ксерофильной флоры. В Восточном Закавказье уже встречались многие современные или близкие к ним виды рептилий: *Testudo eldarica*, *T. burtschaki*, *Mauremys sarmatica*, *Vipera cf. lebetina* и др. (Алекперов, 1978; Бакрадзе, Чхиквадзе, 1984; 1988; Зерова, Чхиквадзе, 1984). По южным склонам Большого Кавказа представители колхидской группы герпетофауны могли достигнуть его восточной оконечности, откуда по Карабахскому мосту часть видов проникала в Талыш и входила в контакт с восточноазиатскими видами. О былой непосредственной связи Колхидо-Гирканской флоры высказывались Н.И. Кузнецов (1909), И.В. Сафаров (1966), а современный флористический состав Кахетии и Карабаха все еще сохраняет много общих черт с лесами Колхиды и Талыша (Арушанян, 1973; Соколов и др., 1977; Тахтаджян, 1978; Гаджиев и др., 1985).

На северном склоне Большого Кавказа в миоцене имелась как влаголюбивая фауна (*Mioproteus caucasicus*, *Triturus cf. marmoratus*, *Rapidae* и др.), так и ксерофильные виды, свойственные современному европейскому Средиземноморью (Estes, Darevsky, 1977; Чхиквадзе, Лунгу, 1984). На основании находок хвостатых амфибий и лацертид высказывалось предположение о малоазиатском пути вселения этих видов на Кавказ (Даревский, 1967; 1990; Боркин, 1986).

С конца понтического века Кавказ становится перешейком (Верещагин, 1959; Алекперов, 1978) и ландшафты его западной и восточной частей уже значительно отличались: Колхида и прилегающие к ней районы сохраняли поясность влажных субтропиков, а в кимерийском веке даже близкую к тропикам (Мчедлишвили, 1963), в то время как на вос-

токе более сухие гирканские леса простирались вдоль западного берега Каспия и его Куринского и Самурского заливов на север до Ергеней (Баранов, 1952), во внутренних же частях перешейка - расширились аридные и семиаридные пространства. По данным споро-пыльцевого анализа, лесостепные условия существовали в Предкавказье уже в кимерийском веке (Мчедlishvili, 1963), в этой связи здесь представляют интерес находки рептилий фауны молдавского комплекса, имевшей широкое распространение по всему северному Причерноморью (Верещагин, 1959; Алекперов, 1978; Редкозубов, Шушпанов, 1985; Бакрадзе, Чхиквадзе, 1988; Чхиквадзе, 1989а,б).

По-видимому, для большинства средиземноморских видов верхний плиоцен был последним временем широкого распространения в северном Причерноморье, включая Предкавказье. Впрочем, это был закат средиземноморских видов и на большей части Европы, где лесные комплексы сармата, сходные с современным Средиземноморьем были обнаружены даже в Венгрии (Andreanzsky, 1963).

Плиоценовые находки амфибий и рептилий в Восточном Закавказье (Богачев, 1927; Чхиквадзе, 1977; Бакрадзе, Чхиквадзе, 1984; 1988) свидетельствуют о развитии здесь семиаридных ландшафтов с теплыми мелководными водоемами открытых пространств в предгорьях и мезофильных ландшафтов в горах. Началом первичного разрыва ареалов различных фаунистических групп следует считать средний-верхний плиоцен, когда хребты Большого и Малого Кавказа подверглись значительному оледенению (Гвоздецкий, 1954; 1958; Марков и др., 1965). Для понимания сохранения современных средиземноморских рефугиумов на Кавказе большое значение имеет факт обширного затопления в периоду всех трех трансгрессий Каспия (Балаханского, Акчагыльского и Апшеронского) низинных участков современной Куро-Араксинской низменности, Апшеронского полуострова и низовий Терека. Стабильно оставался сушей предгорный Дагестан, который, по-видимому, ценотически был связан в плиоцене с современными рефугиумами Северного Кавказа. В это же время, вероятнее всего, происходили аридизация и обособление Артвинской котловины от влажного Лазистана, благодаря орогенезу, создавшему условия "дождевой тени" в котловине, окруженной высокими Понтийским, Шавшетским и Арсиянским хребтами. Т.о., в палеогене уже существовали все семейства, дожившие до современности (Бакрадзе, Чхиквадзе, 1988), причем на Кавказе обитали как мезофильные, так и в большом разнообразии ксерофильные виды герпетофауны, идентичные, или близкие многим современным видам Кавказа. И.С.Давровский (1963) считает, что к концу плиоцена на Кавказе уже сложилось первичное ядро его современной герпетофауны, с такими родами, как *Agama*, *Lacerta*, *Ophisaurus*, *Anguis*, *Typhlops*, *Malpolon*, *Vipera*.

Плейстоценовая история Кавказа - это, в первую очередь, ледниковое воздействие в осевой части Большого Кавказа и в наиболее вы-

соких участках Малого Кавказа и Армянского нагорья; сопряженная с гляциальными и пльвиальными периодами пульсация Черного и особенно Каспийского морей, а также косвенное воздействие Европейского ледника. Влажная и относительно теплая Колхида в плейстоцене становится основным рефугиумом мезофильной флоры и фауны (Верещагин, 1959; Адамянц, 1971; Даревский, 1980; Чхиквадзе, 1984; Туниев, 1990), причем палинологический анализ свидетельствует о неизменности нижних лесных поясов (Квавадзе, Рухадзе, 1989). Развитие Черноморского рефугиума средиземноморской герпетофауны связано с голоценом, в ксеротермический период которого средиземноморские виды растений и животных сумели отвоевать у Колхиды наиболее инсолированные крутые приморские склоны (Туниев, 1987; 1990; 1994). На Восточном Кавказе, также как и в некоторых экранированных продольных долинах Центрального Кавказа в большей степени сохранились сухие и умеренно теплые участки, особенно крупные по площади в Дагестане. Здесь также происходило вымирание наиболее теплолюбивых видов, но пояс шибляков и ореоксерофитов не только не исчез, но и сумел развить экспансию в голоцене на те территории, где он выпадал в плейстоцене (Краснов, 1894; Гроссгейм, 1948; Шифферс, 1953; Галушко, 1974). В высокогорье северо-западного Кавказа ксеротермический период не привел к коренным изменениям растительности и животного мира, общая доля ксероморфных ценозов в настоящее время здесь столь незначительна (Алтухов, 1967), что ими обычно пренебрегают при различного рода биогеографических построений, однако их наличие крайне важно для реконструкции генезиса фауны и ландшафтов северо-западного Кавказа.

За исключением высокогорных участков Малого Кавказа и Армянского нагорья вся остальная часть Восточного Закавказья не знала оледенения. Общее смещение поясов вниз и прижатые с севера к Кавказу степные пространства юга Европейской равнины не могли не оказать своего влияния, хотя оно и не было столь трансформирующим, как в западной части Кавказского перешейка. В этот период элементы европейских степных ценозов с востока сумели обогнуть Кавказ и внедриться в семиаридные ценозы предгорий южного склона Восточного Кавказа, с чем, например, говоря о нашей модельной группе, мы связываем проникновение в левобережье бассейна Куры *Vipera renardi*, в реликтовом состоянии сохранившейся в Шемахинском районе Азербайджана. Фаунистические изменения низинных районов восточного Закавказья протекали в плейстоцене на фоне последовательной смены трех морей - Бакинского, Хазарского и Хвалынского. Предполагается, что трижды могло происходить вселение туранских элементов в равнинные районы Восточного Закавказья (Алекперов, 1978), причем проникновение это могло идти как в обход Каспия с севера и с юга, так и по Апшероно-Красноводскому мосту, существовавшему в период максимальной рег-

рессии Каспия (Даревский, 1957а; Рустамов, 1981а). Под воды Каспия неоднократно уходили не только низинные районы Предкавказья, Куро-Араксинской низменности, но и южный приморский Дагестан и Апшеронский полуостров, незатопленным вновь оставался предгорный Дагестан к югу от Терека (Шифферс, 1953), что отразилось на слабой представленности средиземноморских видов на затоплявшихся участках и значительной доле присутствия поздних туранских мигрантов.

Для нас особое значение представляют данные (Алекперов, 1978; Бакрадзе, Чхиквадзе, 1984; Бакрадзе и др., 1987; Даревский, 1980; Зерова, Чхиквадзе, 1984; Росек, 1993), свидетельствующие о сохранении в различных частях Кавказского перешейка в течение наиболее драматического периода в истории Палеарктики - плейстоценовых оледенений, как мезофильных (*Rana* sp., *L. agilis*, *Bufo verrucosissimus* и др.), так и средиземноморских ксерофильных видов фауны (*Testudo graeca*, *Pseudopus apodus*, *Pelobates syriacus*). Суммарная площадь перечисленных выше средиземноморских рефугиумов и видовое представительство на Кавказе не уступают многим аналогичным рефугиумам Восточного Средиземноморья. Вселение же бореальных элементов фауны на Кавказ (как впрочем и в другие районы Средиземноморья), по справедливым замечаниям Н.К.Верещагина (1959) и Н.Н.Щербака (1984), имело односторонний характер: сами "средиземноморцы" более стенотопны и не выходят за границы Средиземноморской биогеографической провинции (области).

Давая общую оценку воздействия плейстоценовых оледенений на герпетофауну Западного-Центрального Кавказа укажем: 1) сокращение количества видов и лимитирование ареалов сохранившихся видов до серии локальных рефугиумов на обоих макросклонах Главного хребта; 2) накопление оригинальных признаков у изолянтов в конкретных условиях микрорефугиумов с последующим становлением обособленных географических форм (подвидов) на противоположных склонах Западного-Центрального Кавказа; 3) возникновение перигляциального центра неозандемизма высокогорных видов рептилий; 4) изменение особенностей биологии размножения автохтонных колхидских видов амфибий в направлении микротермного преферендума. Голоценовое потепление на Западном Кавказе дало возможность: 1) выходу колхидских видов из отдельных микрорефугиумов и восстановлению значительной части доплейстоценовых ареалов; 2) сокращению и дизъюнкции на западе и расширению в центральных районах ареалов высокогорных видов; 3) на северном макросклоне - проникновению по долинам рек в предгорья европейских степных видов, а на Черноморском побережье Кавказа и восточносредиземноморских видов амфибий и рептилий.

Для Восточного Кавказа и Армянского нагорья события плейстоцена привели: 1) к сокращению, а на большей части территории полностью к исчезновению мезофильной фауны; 2) разрыву ареалов с последую-

щей стабилизацией основных рефугиумов ксерофильной фауны; 3) волнообразному воздействию европейской степной и туранской пустынной фаун; 4) усилению процессов видообразования в среднегорных районах под влиянием вулканогенных процессов. Голоценовое потепление в Восточном Закавказье привело к сокращению ксеро-мезофильной части средиземноморской группы, ее отступлению в верхние пояса гор с освобождением жизненной арены на равнинах и в предгорьях для представителей пустынных фаун Турана и Передней Азии.

## **Глава VI. ГЕНЕЗИС И РАЗВИТИЕ ГЕРПЕТОФАУНЫ АЛЬПИД СРЕДНЕЙ АЗИИ**

Зоогеографический статус альпид Средней Азии остается одним из наиболее дискуссионных аспектов в биогеографии Палеарктики. Подавляющее большинство авторов, тем не менее, признавало самобытность песчано-пустынной и аридной горной фаун Средней Азии.

### **VI.1. История идей.**

Одним из первых высказал свою концепцию А.М.Никольский (1916) о молодости среднеазиатской фауны, которая сформировалась в послеледниковое время из мигрантов, главным образом из пустынь Центральной Азии. Опровергая эту точку зрения, С.А.Чернов (1959) указывал на наличие в Средней Азии особых очагов формирования пустынных песчаной, глинистой и щебнисто-предгорной фаун, а из горных центров формообразования рептилий им указывались лишь Памир и Тяньшань.

Развитию идей о значительном африканском влиянии на среднеазиатскую пустынную фауну во многом способствовали выводы В.Г.Гептнера (1938) и Л.И.Хозацкого (1949), однако С.А.Чернов (1959) считал, что широкораспространенные от Сахары до Средней Азии виды (*Vagranus griseus*, *Mesalina guttulata* и др.) являются переднеазиатскими, а Ф.Вернер (Werner, 1931) предполагал возможным азиатское происхождение пустынной герпетофауны Северной Африки. Исследования последних лет отвергают африканское происхождение *Agrionemys horsfieldi* и свидетельствуют об автохтонности вида (Чхиквадзе, 1988; Амиранашвили, 1989). Некоторые авторы разграничивают африкано-ближневосточную *Mesalina guttulata* от переднеазиатской *M.watsonana* (Arnold, 1986).

Н.Н.Щербак (Shcherbak, 1982; Щербак, 1984) выделяет особую Средиземно-Центральноазиатскую подобласть Палеарктики. Анализ ископаемых чешуйчатых рептилий третично-четвертичного периодов территории Средней Азии и Казахстана (Чхиквадзе и др., 1983) свидетельствует о преобладании в зоогеографическом облике герпетофауны этого региона двух комплексов: туранского и ирано-афганского, при незначительной роли остальных фаунистических групп. В многочисленных биогеографических работах (Anderson, 1968; Рустамов, 1981; Shcherbak, 1982; Атаев, 1985; Shammakov et al., 1993; Атаев et al., 1994) отсутствует не только единый подход к зоогеографическому районированию альпид

Средней Азии, но и единство во взглядах на принадлежность видов к тем или иным фаунистическим группам, более того, эти взгляды часто диаметрально противоположны.

Позиции ученых-ботаников на ботанико-географическое разделение Средней Азии также являются предметом острых дискуссий. В конце XIX века Туркестан сближали со Средиземноморьем (Краснов, 1888; Комаров, 1896). Позже, М.Г. Попов (1927) впервые вводит понятие "Древне-средиземноморской области", повлиявшее на взгляды ряда ученых. Анализируя известные фоссильные находки флоры, Е.П. Коровин (1934) считал, что на территории Средней Азии и Казахстана в палеогене существовали две климатические и растительные провинции: Туркменская провинция субтропических ксерофитных лесов (Каракумы, Кызылкумы, Копетдаг, Бадхыз, Карабиль и Гиссарский хребет) и влажная Тургайская провинция субтропических мезофильных лесов (вся остальная территория, включая Памир). В целом, одни авторы придавали исключительное значение в формировании растительности Туркестана Гималаям и Восточной Азии (Комаров, 1908; Пояркова, 1933; 1950; Толмачев, 1958; Камелин, 1965; Меницкий, 1984), другие - считали, что лесная растительность Туркестана сформировалась из Тургайской флоры (Криштофович, 1958; Овчинников, 1971; Запрягаева, 1964; 1976).

Несмотря на взаимное проникновение сотен видов растений в Сахаро-Арабскую и Ирано-Туранскую области, М.Зохари (Zohary, 1973) считал необоснованным их объединение в единый обширный фитохорон. Другие ботаники утверждали о прямом ксерофилизованном продолжении растительности Средиземноморья в горах Памиро-Алая на основании многочисленных общих родов, видов, сходных формаций и даже флороценотипов (Овчинников, 1971; Запрягаева, 1976).

## **VI.2. Эколого-географические группы герпетофауны альпид Средней Азии.**

Нами выделено 7 основных эколого-географических групп рептилий. Туранская группа подразделена на три подгруппы. К собственно туранской подгруппе отнесены: *Agrionemys horsfieldi*, *Phrynoscephalus helioscopus*, *Ph. ocellatus*, *Trapelus sanguinolentus*, *Crossobamon eversmanni*, *Cyrtopodion caspius*, *C. russowi*, *Teratoscincus scincus*, *Eremias grammica*, *E. intermedia*, *E. lineolata*, *E. velox*, *Ablepharus deserti*, *Varanus griseus*, *Eryx miliaris*, *E. tataricus*, *Coluber karelini*, *Psammophis lineolatum*, *Echis multisquamatus*. Восточные окраины ареала туранских видов заняты ферганской и согдианской подгруппами. К последней отнесены *Phrynoscephalus raddei boettgeri*, *Ph. sogdianus*, *Alsophilax tadjikensis*, *Eremias scripta lasdini*, *Eryx tataricus speciosus*. Более дробное подразделение туранской группы на основе эдафического фактора нам представляется нецелесообразным.

Переднеазиатская группа объединяет 4 подгруппы. В иранскую подгруппу включены *Laudakia caucasia*, *Ablepharus pannonicus*, *Eumeces*

schneideri, E. taeniolatus, Mabuya aurata, Ophiomorus chernovi, Coluber ravergeri, C. rhodorhachis, Telescopus rhynopoma, Pseudocyclophis persicus. Туркмено-хорасанскую подгруппу представляют Cyrtopodion spinicauda, Eublepharis turcmenicus, Eremias strauchi kopetdaghica, Lacerta defilippi, Eryx elegans, Coluber atayevi, Eirenis medus. В ирано-афганскую подгруппу включены Laudakia erythrogastra, Bunopus tuberculatus, Cyrtopodion turcmenicus, C. longipes, Eremias persica, Lytorhinchus ridge-wayi, Naja oxiana. Армянская подгруппа (см.гл.V) в альпидах Средней Азии представлена лишь Ablepharus bivittatus и Coluber nummifer.

Средиземноморская группа включает Emys orbicularis, Mauremys caspica, Pseudopus apodus, Lacerta strigata, Chalcides ocellatus, Coluber schmidti, Natrix tessellata, Typhlops vermicularis, Vipera lebetina.

В ориентальную группу включены Boiga trigonatum, Oligodon taeniolatus, Ophites striatus, Ptyas mucosus. Сахаро-синдская группа представлена Mesalina guttulata, Psammophis schokari, Spalerosophis diadema. Только один представитель (Elaphe dione) восточнопалеарктической группы представлен в фауне альпид Средней Азии.

В горно-туркестанской группе различаются субтропическая ксеро-мезофильная кухистанская (гиссаро-дарвазская) подгруппа (Laudakia chernovi, L. himalayana bochariana, L. lehmanni, Cyrtopodion fedtschenkoii, Eremias nigrocellata, E. regeli, Eryx tataricus vittatus), аридно-континентальная памиро-алайская подгруппа (Laudakia himalayana, Ablepharus darvazi, Asymblepharus alaicus) и мезофильная континентальная тяньшанская подгруппа (Eremias nikolskii, Agkistrodon intermedius).

### **VI.3. Становление герпетофауны альпид Средней Азии на примере рода *Laudakia*.**

Становление герпетофауны альпид Средней Азии рассмотрено нами на примере азиатских горных кольцехвостых агам рода *Laudakia* Gray, 1845. Выбор этих ящериц, как модельной группы, был неслучаен и связан как с уникальной хорологической изоляцией рода, эндемичного для горных районов юга Палеарктики (Ананьева, Петерс, 1990), так и отражением в нем общих тенденций развития биоты и проблем биогеографии Старого Света, заключающихся в первую очередь, как было отмечено выше (разд. VI.1), в определении возможных очагов происхождения герпетофауны гор Передней и Средней Азии. Различные суждения о возможном африканском, или восточноазиатском происхождении палеарктических агамид и о месте Древнего Средиземья в процессах становления эндемичной фауны, как нельзя лучше проявляются во всем многообразии на примере рода *Laudakia*.

Палеозоологические данные мало прибавляют сведений о раннем морфологическом разнообразии рода, ввиду скудности фоссильного материала (Чхиквадзе и др., 1983; Ананьева, Горелов, 1981). Анализируя известное многообразие горных кольцехвостых агам можно предположить наличие двух центров видообразования: современные

районы Восточного Гиндукуша - северо-западных Гималаев для рода *Laudakia* (16 видов) и рифтовая зона южных побережий Красного моря - для рода *Acanthocercus* (11 видов). Из современных экологических требований этих видов очевидно, что становление и дивергенция кольцевых агам происходили под влиянием двух главенствующих факторов: аридизации юга Азиатского континента и альпийского орогенеза. Весьма заманчивой представляется идея дрейфа Индостана от берегов Африки к южной Азии в позднем мелу (Монин, 1977), однако новейшие данные (Joger, Arano, 1987; Ананьева, Соколова, 1990; Joger, 1991) свидетельствуют в пользу парафилетического развития горных кольцевых агам, с образованием сестринских групп "*Pseudotrachelus* - *Acanthocercus*" с одной стороны, и "*Phrynoscephalus* - *Laudakia*" - с другой. Отрицается значительное влияние Индостана на становление азиатской фауны и в литературе (Чхиквадзе, 1991). Учитывая геологическую молодость Гималаев и Гиндукуша, как и всей альпийско-гималайской системы - области распространения азиатской ветви *Laudakia*, - корни этой группы, по-видимому, происходят из южной части Восточной Азии, однако основная адаптивная радиация родов *Phrynoscephalus* и *Laudakia* имела место в Средней Азии. О восточноазиатском происхождении корней флоры гор Средней Азии указывает ряд ботаников (Пояркова, 1950; Письяукова, 1966; Камелин, 1973). Прохорез лаудакий шел, по-видимому, двумя путями: первый - по Куньлуню, а второй - в обход Тибета с юга, где в условиях "дождевой тени" Трансгималаев возникали подходящие аридные условия на фоне пышной тропической растительности самих Гималаев. Наше предположение о возможном проникновении лаудакий по южным окраинам Тибета в Среднюю Азию (Ananjeva, Tuniyev, 1994), помимо флористических доводов Л.Дильса (Diels, 1913), находит дополнение на основе геологической истории района в свете современной теории тектоники плит (Канаев и др., 1975). Предположение о наличии северного пути расселения (Ananjeva, Tuniyev, 1994) также во многом основывается на флористических материалах (Комаров, 1908; Пояркова, 1933; Толмачев, 1958; Письяукова, 1966; Меницкий, 1984).

Вопрос об использовании того или иного пути прохореза предками современных горных кольцевых агам, по-видимому, невозможно решить без учета рецентных ареалов внутривидовых групп рода *Laudakia*. Лаудакии образуют две хорошо различимые морфологически и экологически группы: "*caucasia-complex*" и "*himalayana-complex*". К первому относятся *L.caucasia*, *L.microlepis*, *L.nuristanica*, *L.tuberculata*, и, по-видимому, *L.lehmanni*, *L.erythrogastra*. Второй комплекс включает *L.himalayana*, *L.chernovi*, *L.stoliczkana*, *L.badakhshana*, *L.pakistanica* и, по-видимому, *L.agrorensis*. Признаки обеих групп сочетает в себе *L.sacra*, представляющая, по-видимому, монотипическую группу.

Экологически, представители "*caucasia*"-группы в той или иной степени выраженности сохраняют привязанность к полудревесному об-

разу жизни и в своем распространении во многом связаны с ксерофильными лесами и их дериватами. Напротив, представители "himalayana"-группы являются обитателями безлесных пространств, как правило в условиях полупустынной растительности, либо травянистых ассоциаций высокогорий. Уже на первых этапах прохореза предки лаудакий, по-видимому, развивались в двух направлениях: южная группа дала разнообразных представителей "caucasia-complex", наиболее древние формы которой сохранили реликтовые ареалы в лесном поясе Западных Гималаев и Гиндукуша, а северная группа развивалась на фоне усиливающейся аридизации и дала начало представителям "himalayana-complex".

В Средней Азии в плиоцене усиливается поднятие гор, причем орогенез идет по блоковому типу (Гвоздецкий, Михайлов, 1987), что привело к разрыву многочисленных связующих участков в некогда сплошных ареалах двух комплексов. Быстрый рост Тибета с установившимся режимом холодной пустыни должен был уничтожить агам на подавляющей части плато, за исключением самой теплой Лхасской долины и, возможно, в отдельных рефугиумах Куньлуня. В плиоцене в поясе чернотесья и шибляков предположительно еще была достаточно обычна *L.chernovi*, а в открытых луговых и скальных биотопах формировался новый вид - *L.himalayana*. Допускается, что леса дарвазского типа были широко распространены вплоть до верхнего плиоцена в южной части Таджикистана и по всему Гиссару (Овчинников, 1971). В плиоцене же горные поднятия Средней Азии разделили предков "himalayana"-группы на серию западных популяций и серию восточных популяций, давших начало *L.stoliczkana*, *L.s.altaica*. Особенно большое значение плиоцен имел для представителей "caucasia-complex", поскольку возникшее на месте Сарматского моря Иранское и другие нагорья юго-западной Азии стали новым мощным центром видообразования ксерофильной фауны и флоры. Исходя из общей концепции лесного происхождения "caucasia"-группы, по-видимому, наиболее древними следует считать популяции с севера Сулеймановых гор - южного склона Гиндукуша. Плейстоцен определил и современную картину ареалов лаудакий, слабо затронув их видовое представительство (за исключением северных районов гор Средней Азии, Джунгарии, Кашгарии), но скорректировав границы распространения и приведя к неэндемизму. Так, по-видимому, плейстоценовая изоляция способствовала окончательному становлению молодой формы - *L.pakistanica*. Очень молодым видом представляется и *L.badakhshana*, связь которого с *L.himalayana* также прервалась лишь в плейстоцене. Плейстоцен свел до минимума рефугиумы субтропической биоты в западных окраинах Памиро-Алая, где в настоящее время сохранилось лишь три локалитета *L.chernovi* (Ананьева и др., 1981; Хабибулов, 1990). По направлению к югу, от Тупаланга к Кугитангу отмечается увеличение гипсометрических отметок биотопов *L.chernovi*, являю-

щееся следствием как голоценовых подвижек поясов растительности вверх по склонам и закрепления отдельных ценозов выше обычного расположения, так и современных условий общего изменения температуры и уровня солнечной радиации в южном направлении. Это правило, согласно анализу литературы (Anderson, 1968; Anderson, Leviton, 1969; Leviton, Anderson, 1970б; Werner, Avital, 1980; Werner, 1988) повторяется для большинства видов кольцехвостых агам, имеющих протяженный ареал.

В рассматриваемой нами проблеме косвенной характеристикой выдвигаемых гипотез филогении лаудакий могут служить примеры симпатрического обитания видов, из которых можно заключить о возможности обитания в одном высотном поясе не более двух видов, принадлежащих различным группам, чему способствует их микробиотопическая изоляция. Напротив, представители одной группы в районах так называемой симпатрии распределяются по различным высотно-экологическим поясам. Подобное ограничение числа симпатрических видов рода *Laudakia*, похоже, зависит от строгой территориальности агамид (Ananjeva, Tuniyev, 1994).

Безусловно, приведенная в данном разделе схема предполагает возможные коррективы и дополнения, вместе с тем, на основе тезиса о едином изменении сообществ, вряд ли можно предполагать принципиально иную трактовку происхождения и расселения горных кольцехвостых агам, во всяком случае в пределах Азиатского континента. В целом, мы имеем дело с весьма характерной ситуацией горного видообразования у рептилий, с образованием политипического рода (или надрода) в области альпийского орогенеза палеарктической Азии, описанной ранее для скальных ящериц *Archaeolacerta* Кавказа и Передней Азии (Даревский, 1967), чешуеголовых гадюк "xanthina"-комплекса Малой и Передней Азии (Nilson, Andren, 1986), щиткоголовых гадюк "kaznakovi"-комплекса Большого и Малого Кавказа (Орлов, Туниев, 1986а) и др. Исходя из наших рассуждений, по-видимому, следует признать восточно-азиатские корни происхождения горной герпетофауны альпид Средней Азии, ее коренную перестройку в новых экологических условиях аридного Древнего Средиземья и возникновение новых центров развития автохтонной герпетофауны.

#### ***VI.4. Зоогеографический анализ герпетофауны альпид Средней Азии.***

Представительство выделенных нами эколого-географических групп рептилий в композициях фауны отдельных отрезков альпид Средней Азии подвержено изменениям с запада на восток и от верхних поясов гор к предгорьям и равнинам. Так, зоогеографический анализ герпетофауны Западного Копетдага, Малого Балхана и Туранской равнины показал прогрессирующее сокращение числа переднеазиатских видов и возрастание количества туранских представителей от гор к равнине. Западный Копетдаг имеет лишь 16.7% туранских видов, в то время как число переднеазиатских видов составляет 56.6%. В сумме переднеази-

атские и близкие к ним средиземноморские виды составляют более 76% герпетофауны Западного Копетдага, в том числе 16.7% - эндемики Туркмено-Хорасанских гор. В соседнем Центральном Копетдаге доля эндемиков еще выше (24%). В отличие от Западного-Центрального Копетдага, на Восточном Копетдаге отмечается общее снижение доли переднеазиатской (48%) и средиземноморской (11%) групп, при увеличении представительства туранских (26%) и сахаро-синдских видов (11%). Своеобразие фаун Центрального-Западного Копетдага, с одной стороны, и Восточного Копетдага - с другой, более значительно, чем несоответствие в видовом составе и затрагивает различия родового уровня. На Восточном Копетдаге отсутствуют представители родов *Lacerta*, *Eirenis*, *Telescopus*, *Emys*, *Mauremys*, группы *Naemorrhois* из сборного рода *Coluber*, которые широко распространены от Восточного Средиземноморья через Переднюю Азию до Центрального Копетдага включительно. Отмеченные особенности изменения герпетофауны по Копетдагу отображают общие тенденции развития биоты этих гор: анализ распределения эндемичной флоры по Копетдагу (на основе последней сводки В.В.Никитина и А.М.Гельдиханова, 1988) показал, что из 171 эндемичного вида - лишь 3 являются эндемиками Восточного Копетдага. Значительный уровень местного эндемизма, о чем ранее писал И.С.Даревский (1981б) и наличие в значительном числе средиземноморских видов сближает Западный-Центральный Копетдаг с Эльбурсом-Талышем в большей степени, нежели с Восточным Копетдагом, имеющим в свою очередь взаимосвязи через Бадхыз - Карабиль и восточные окраины Иранского нагорья с Гиндукушем - Паропамизом.

Фауна Малого Балхана более, чем на половину состоит из видов туранской группы (58.8%), число переднеазиатских видов еще значительно, но составляет менее 30%. На Большом Балхане значение переднеазиатского фаунистического элемента еще более ослабевает и составляет лишь четверть от общего видового разнообразия, тогда как главенствующая роль в фауне принадлежит туранским видам, составляющим 75%. Сопоставление флористического своеобразия хребтов западного Туркменистана характеризует незначительное число общих эндемиков Копетдага и Балханов (4 вида), отсутствие локального эндемизма во флоре Малого Балхана и наличие только 18 эндемичных видов во флоре Большого Балхана.

Туранская равнина несет самобытную фауну, подавляющее большинство видов которой (79.2%) составляют туранскую эколого-географическую группу. Таким образом, можно утверждать о существенном отличии герпетофауны Копетдага и Туранской равнины, что связано с различным возрастом происхождения этих территорий, а главное - современной ландшафтно-экологической изоляцией Копетдага от пустынь Турана. Резко поднятый Передовой хребет, а в ряде случаев уже и предгорья являются непреодолимым барьером для проникновения туранских

равнинных видов в Копетдаг. И наоборот, равнинные условия глинистой и особенно песчаной пустыни не имеют подходящих биотопов для горной переднеазиатской и средиземноморской фаун. В последние годы на примере других классов позвоночных животных были сделаны аналогичные выводы, где Копетдаг включен в Переднеазиатскую (Иранскую), а Туранская равнина - в Туранскую (Туркестанскую) провинцию (Зыков, 1991; Решетников, Шакирова, 1993). В переднеазиатскую провинцию (Мазандарано-Копетдагский округ) должен включаться и Кюрендаг, тогда как Большой и Малый Балханы следует рассматривать в границах Туранской провинции, на правах отдельных районов объединенного Балхано-Красноводского округа.

От Восточного Копетдага к Афгано-Таджикской депрессии отмечается возрастание роли туранских элементов, сокращение участия переднеазиатской группы, при максимальном представительстве ориентальных видов (11%) в Карабиле, особенно в его афганской части. Горный Бадхыз и крайний юг Карабиля рассматриваются нами в составе Хорасано-Афганского округа Переднеазиатской провинции, тогда как центральный-северный Бадхыз и большая часть Карабиля населены фауной, мало отличающейся от герпетофауны равнин Турана.

В Афгано-Таджикской депрессии, ее западной части (Согдиан) появляются восточнопалеарктический и горно-туркестанский фаунистический элементы, но их представительство еще ничтожно, тогда как основу фауны формируют виды туранской группы. По-видимому, представители согдианской подгруппы являются постплейстоценовыми неозндемиками, как это предполагалось нами на примере рода *Phrynoserphalus* (Ananjeva, Tuniyev, 1992).

Ядро герпетофауны Кухистана сформировано горно-туркестанскими и переднеазиатскими видами, в сумме составляющими около 60%. Для Кухистана характерен местный эндемизм и хорошо просматривающиеся связи с фауной северного склона Гиндукуша и Иранского нагорья в широком понимании. В связи с локальными дизъюнкциями ареалов и образованием множественных центров эндемизма, у горного Туркестана прослеживаются аналогии с Кавказом. Основной причиной тому являлся значительный рост гор в плейстоцене и сопряженные с орогенезом оледенения, приведшие как на Кавказе, так и на Памиро-Алае и Тяньшане к образованию рефугиумов, в которых вырабатывались специфические черты у переживших оледенение видов растений и животных. Образование множественного локального эндемизма отмечено в горах Памира и Тяньшаня также и на основе анализа флоры (Камелин, 1971).

Последний из рассмотренных нами участков - Западнопамирский - характеризуется очень бедной, но ярко выраженной горно-туркестанской фауной (50%) и сопутствующими ей элементами средиземноморской и переднеазиатской эколого-географических групп, находящимися здесь на восточном пределе распространения.

Итак, в восточном секторе альпид Средней Азии мы также отметили уменьшение роли туранского элемента с увеличением высоты над уровнем моря и возрастание влияния горно-туркестанской фауны, при северном пределе распространения для ориентального и восточном - для средиземноморского и переднеазиатского элементов фауны. Учитывая недостаточную изученность фауны и ее распределения в сопредельных районах Афганистана, представляется трудным проведение конкретных биогеографических границ в этом регионе. Имеющиеся материалы позволяют объединить в Хорасано-Афганском округе помимо Восточного Копетдага, горного Бадхыза и южного Карабиля еще и северные склоны Паропамиза и Западного Гиндукуша. Верхние пояса гор и северный макросклон Восточного Гиндукуша мы рассматриваем как Нуристано-Бадахшанский район Кухистано-Гиндукушского округа, куда также входит Кухистано-Западнопамирский район рассматриваемых нами альпид Таджикистана. Уже южные склоны восточного Гиндукуша в верховьях западных притоков р.Инд (р.Кабул и др.) резко отличаются от Кухистано-Гиндукушского округа обилием ориентальных видов (*Bufo andersonii*, *Rana cyanophlyctis*, *R.sternosignata*, *Calotes versicolor*, *Eublepharis macularius*, *Hemidactylus flaviviridis*, *Mabuya dissimilis*, *Asymblespharus himalayanus*, *Varanus bengalensis*, *Ptyas mucosus*, *Agkistrodon himalayanus* и др.), что связано с влиянием влажного тропического муссона. А равнинные районы запада Афгано-Таджикской депрессии должны быть включены в Согдианский район Туранской провинции.

## **Глава VII. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ СОХРАНЕНИЯ ГЕРПЕТОФАУНЫ АЛЬПИД КАВКАЗА И СРЕДНЕЙ АЗИИ**

### ***VII.1. Проблемы сохранения герпетофауны Черноморского побережья Кавказа.***

В разделе рассмотрены вопросы охраны различных фаунистических комплексов амфибий и рептилий, действенность основных существующих форм охраны (нормативной, репродуктивной и территориальной) на Черноморском побережье Кавказа. Подчеркивается реальная действенность территориальной охраны, в связи с чем для сохранения биоразнообразия герпетофауны побережья обосновывается необходимость создания Новороссийского, Гагринского, Лазистано-Шавшетского заповедников; увеличения территории существующих Кавказского, Пицунда-Мюссерского, Гумистинского и Кинтришского заповедников; создание небольших заказников на Имеретинской низменности, в окр. оз.Бебесыры и на Кобулетских болотах; особо подчеркивается необходимость включения в состав Кавказского заповедника южного склона хр.Аишша для сохранения уникальной полиморфной популяции гадюки Динника.

### **VII.2. Редкие и малоизученные виды рептилий альпид Туркменистана.**

Рассмотренные в разделе материалы автора позволяют поновому подойти к статусу таких видов, как туркменский зублефар, колючехвостый и длинноногий гекконы, полоз Атаева, полосатый эйренис, персидский псевдоциклофис, афганский литоринх, что вместе с приведенными ранее данными по хорасанской агаме (Туниев и др., 1991) иллюстрируют как сложившееся мнение о большинстве традиционно считающихся редкими видами на самом деле отражает недостаточность объема наших знаний о биологии и экологии этих рептилий.

### **VII.3. Современное состояние популяций ядовитых змей альпид Туркменистана.**

В разделе освещены данные герпетологических обследований горных территорий Туркменистана и учетов численности ядовитых змей. Анализ динамики численности популяций, позволил определить современный статус ядовитых змей альпид Туркменистана (Tuniyev et al., 1993). Среднеазиатская гюрза - обычный вид для Восточного Копетдага, неуклонно сокращающийся в численности в Центральном-Западном Копетдаге, где отдельные микропопуляции близки к уничтожению и угнетенный, исчезающий вид в Бадхызе и долине р. Мургаб. Гюрза нуждается в разработке специальных мер сохранения. Среднеазиатская кобра - довольно обычный, но немногочисленный вид, нуждающийся в постоянном контроле за численностью, которая может сократиться в случае безрегламентационных отловов. Желательно расширение заповедных территорий, способных сохранить жизнеспособные популяции кобры. Песчаная эфа - местами обычный, но на большей части юго-востока Туркменистана близкий к исчезновению вид, нуждается в разработке специальных мер охраны. Кавказский щитомордник - угнетенный, узкоареальный вид, находящийся в Туркменистане на пределе ареала. Необходим строгий запрет на отлов животных.

## **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Фауна амфибий и рептилий альпид Кавказа и Средней Азии включает 148 видов - представителей 56 родов, 21 семейства. В связи с неполнотой палеонтологической летописи, на современном уровне знаний фоссильные находки являются важным дополнением к данным биогеографического анализа. О происхождении же этой фауны можно судить, главным образом, на основе зоогеографических связей составляющих эту фауну видов с представителями других фаун и взаимодействия между фаунами отдельных отрезков альпид Кавказа и Средней Азии.

На основании тезиса о едином прохорезе сообщества, базовую основу представляет также современная картина распределения различных фаунистических комплексов (эколого-географических групп) в фитоландшафтных колонках высотной поясности по всей протяженности рас-

сма­три­вае­мых на­ми гор. Особое значение имеет дизъюнктивная реликтовость ряда корреспондирующих видов растений, связывающих рефугиумы различного корня и возраста Колхиды и Талыша, северо-западного Кавказа и Восточного Средиземноморья, внутреннего Дагестана и Армянского нагорья, Эльбурса и Копетдага, а также более широкие дизъюнкции от Балканского полуострова до Памиро-Алая, позволяющие осмыслить аналогичные дизъюнкции ареалов у представителей герпетофауны.

В соответствии с различиями дотектонического режима (морской, либо континентальный), отдельные отрезки альпид Кавказа и Средней Азии, имея примерно одинаковый возраст происхождения и общую синхронность развития, различаются историей существования, как территории суши. В рассматриваемых нами альпидах наблюдается постепенно угасающий с запада на восток континуум средиземноморских элементов фауны и их сообществ и возрастающая роль фауны, корни которой происходят из Восточной Азии. Одновременно, как к западу, так и к востоку отмечается угасание переднеазиатских элементов, центр развития которых занимает Иранское нагорье в широком понимании. Параллельно с этим отмечается общее смещение поясности распределения представителей различных эколого-географических групп таким образом, что обитающие у побережий Средиземного и Черного морей виды, восточнее и южнее занимают все более высокие пояса гор, достигая верхнего предела на восточной границе распространения в Гиндукуше и Гиссаро-Дарвазе. Одновременно происходит и изменение биотопического преферендума: средиземноморские виды, такие как *Pseudopus apodus*, *Coluber najadum* и др., занимая на Черноморском побережье Кавказа и в предгорном Дагестане наиболее ксерофитизированные ландшафты, в юго-восточном направлении переходят в ксеро-мезофильные биотопы Армянского нагорья и, наконец, в альпидах Средней Азии представлены, либо замещаются близкими видами в наиболее мезофильных от общего спектра экосистем участках гор, как например *P.apodus* на хр.Петра Первого. Эвритопные в Средней Азии туранские виды (*Trapelus sanguinolentus*, *Eremias velox*, *Eyx miliaris*) в Восточном Предкавказье выступают уже стенотопными псаммобионтами.

На общем фоне широкого дизъюнктивного распространения от Балканского полуострова и Кавказа до Памиро-Алая таких видов, как *Pseudopus apodus*, *Typhlops vermicularis*, *Natrix tessellata*, *Vipera lebetina*, представляющих остатки некогда единой Древнесредиземноморской фауны, выделяются три крупных современных очага формирования самобытной горной фауны: Восточно-Средиземноморский (включая Кавказский перешеек), Переднеазиатский и Горно-Туркестанский.

В результате таксономических ревизий ряда групп сложился рассмотренный в главе IV объем принимаемых нами видов и других систематических категорий, использованных для заключения ниже перечис-

## **ленных основных выводов по настоящей работе:**

1. Современный облик герпетофауны альпид Кавказа и Средней Азии сложился под воздействием основного фактора - альпийского орогенеза и сопряженных с ним: а) аридизации большей части Среднеазиатского сектора и восточной части Кавказского сектора альпид; б) экранированного эффекта сохранения мезофильных рефугиумов Колхиды и Гирканики; в) оледенения значительной части Большого Кавказа и Памиро-Алая, отдельных районов Малого Кавказа и Армянского нагорья с образованием серий рефугиумов.

2. В складывавшихся новых экологических условиях горного аридного Древнего Средиземья возникли новые центры развития автохтонных фаун амфибий и рептилий, хотя предположительны для восточного сектора альпид Средней Азии - восточно-азиатские, а для Кавказа - средиземноморские корни происхождения горных герпетофаун, взаимообмен и влияние которых мог проходить по узкому мосту от Гиндукуша-Паропамиза через Туркмено-Хорасанские горы к Эльбурсу-Талышу и в обратном направлении.

3. На основании современной хорологии и экологических особенностей видов (главным образом фито-ландшафтного распределения) для Кавказского перешейка выделено 8 эколого-географических групп герпетофауны: восточно-средиземноморская, колхидская (с северо-колхидскими и аджаро-лазистанскими эндемиками), гирканская, кавказская (с мезофильной западнокавказской и гемиксерофильной восточнокавказской подгруппами), малокавказская горно-степная, переднеазиатская, европейская и туранская. В альпидах Средней Азии герпетофауна сгруппирована нами в туранскую (с собственно туранской, ферганской и согдианской подгруппами), переднеазиатскую (с иранской, туркмено-хорасанской, ирано-афганской и армянской подгруппами), средиземноморскую, ориентальную, сахаро-синдскую, восточно-палеарктическую и горно-туркестанскую группы (с кухистанской, тяньшанской и памиро-алайской подгруппами).

4. На основе секторального (многопоясного) подхода биогеографический анализ герпетофауны альпид Кавказа и Средней Азии показал смещение вверх в горы с запада на восток ландшафтов, корреспондирующих условия, близкие к Средиземноморью. Общая подвижка поясности вверх связана с возрастающей аридизацией и увеличением радиационного баланса в восточном и южном направлениях.

5. В альпидах Кавказа и Средней Азии наиболее представительными в видовом отношении являются территории, не затрагивавшиеся плейстоценовыми оледенениями, тогда как оригинальность фаун, и в первую очередь уровень эндемизма, в своем происхождении сопряжены с плейстоценовым орогенезом и оледенениями, повлекшими образование рефугиумов, в которых вырабатывались специфические черты у переживших оледенением видов амфибий и рептилий. В этой связи для всей

территории альпийско-гималайской системы характерны процессы горного видообразования у рептилий с образованием политипических родов или комплексов видов (*Laudakia*, *Archaeolacerta*, *Lacerta "agilis-complex"*, *Vipera "xanthina-complex"*, *V. "ursinii-complex"*, *V. "kaznakovi-complex"* и др.), когда отдельные рефугиумы в горах выступали "островами на суше" с длительной изоляцией и накоплением в них оригинальных признаков у изолянтов.

Наиболее богатыми в фаунистическом плане отрезками альпид являются не знавшие оледенений горный Бадхыз (39 видов) и Копетдаг (35 видов), для которых отмечен и самый низкий уровень эндемизма - 2.5% и 14%, соответственно. Уже в соседних горах Эльбурса и Гиндукуша число эндемичных видов составляет, соответственно, 12 (24%) и 9 (26%) и, наконец, в переживших драматические события плейстоцена горах Кавказского перешейка и альпидах Памиро-Алая эндемизм возрастает до 32 (46%) и 9 (32%) видов, соответственно.

6. К Средиземноморской провинции на Кавказском перешейке отнесены Черноморский и Предгорно-Дагестанский рефугиумы, как эксклавы обитания Восточно-Средиземноморской ксерофильной герпетофауны. За исключением наиболее низинных районов Куро-Араксинской равнины, большая часть Кавказа также должна быть включена в Средиземноморскую провинцию с рядом округов.

7. Современное существование на Кавказском перешейке 4 рефугиумов колхидской и 1 - гирканской мезофильных герпетофаун определено закономерностями высокого порядка - это территории со слабо изменившимися климатическими условиями, характеризующимися современным пересечением январской изотермы в  $-3^{\circ}\text{C}$  и изогетты в 800 мм.

8. Для колхидских видов характерны древность, широкая изменчивость, для ряда видов - угнетенность (*Vipera kaznakovi*, *Lacerta clarkorum*, *L. agilis grusinica*), наличие северо-колхидского известнякового и южно-колхидского вулканического центров формирования узко-эндемичных форм;общая тенденция к меланизму у рептилий и низкотемпературным порогам размножения у амфибий, что является адаптивными характеристиками, выработанными в ледниковый период.

9. Существенные отличия герпетофаун Копетдага и Туранской равнины обусловлены различным возрастом генезиса этих территорий, а главное - современной ландшафтно-экологической изоляцией Копетдага от пустынь Турана. В этой связи Копетдаг следует отнести к области Древнего Средиземья, Переднеазиатской провинции (Центральный-Западный Копетдаг - к Мазандарано-Копетдагскому округу, а Восточный Копетдаг - к Хорасано-Афганскому округу, куда также входят горный Бадхыз, южный Карабиль, северные склоны Паропамиза и западного Гиндукуша), а Туранскую равнину - к Туранской провинции Центрально-Азиатско-Туранской пустынной области. В Переднеазиатскую провинцию (Мазандарано-Копетдагский округ) как отдельный обедненный участ

ток включен Кюрендаг, тогда как северные цепи альпид Туркменистана - Большой и Малый Балханы рассматриваются в границах Туранской провинции, как отдельные районы объединенного Балхано-Красноводского округа.

10. Значительный уровень местного эндемизма и наличие представителей родов *Lacerta*, *Eirenis*, *Telescopus*, *Emys*, *Mauremys*, группы *Naemorrhois* (*Coluber*) сближает Западный-Центральный Копетдаг с Эльбурсом и Талышом в большей степени, нежели с Восточным Копетдагом, имеющим в свою очередь взаимосвязи через Бадхыз-Карабиль и восточные окраины Иранского нагорья с Гиндукушем.

11. В восточном секторе альпид Средней Азии верхние пояса и весь северный макросклон Восточного Гиндукуша рассматривается как Нуристано-Бадахшанский район Кухистано-Гиндукушского округа Горно-Туркестанской провинции, куда также входит Кухистано-Западнопамирский район рассматриваемых нами альпид Таджикистана. Равнинные районы запада Афгано-Таджикской депрессии включены в состав Согдианского района Туранской провинции.

12. Сохранение большинства восточно-средиземноморских и колхидских видов невозможно без создания дополнительных охраняемых территорий: Новороссийского заповедника (от мыса Утриш до г.Папай и Джубги), Гагринского заповедника (междуречье Псоу-Бзыбь) и Лазистано-Шавшетского заповедника (ущ.Чарнали - Шавшетский хр.), а также увеличения территорий существующих Кавказского, Пицунда-Мюссерского, Гумистинского и Кинтришского заповедников.

13. Разработка специальных мер охраны необходима для ядовитых змей альпид Средней Азии, вместе с тем для ряда видов рептилий региона, включенных в Красные книги, отмечается завышение статуса редкости.

### **Список работ, опубликованных по теме диссертации.**

1. Т.Л.Каджая, Б.С.Туниев. К биологии размножения малоазиатского тритона на Западном Кавказе. //Вопросы герпетологии. V.1981. Ленинград. с.61-62.
2. Б.С.Туниев. К размножению малоазиатского тритона. //Вестник зоологии. 1982. N2. с.69-70.
3. Б.С.Туниев. Эскулапов полоз. //Биология в школе. 1982.N.3. с.79-80.
4. Б.С.Туниев. Герпетофауна южной части Кавказского государственного заповедника. //Охрана реликтовой растительности и животного мира Северо-Западного Кавказа. 1983. Ленинград. с.84-94.
5. Б.С.Туниев. Редкие и исчезающие амфибии и рептилии Кавказского заповедника. //Экологические исследования в Кавказском биосферном заповеднике. 1985. с.104-116.
6. А.Л.Агасян, Б.С.Туниев. Самая редкая в СССР змея. //Природа. 1985. N 5. с.42.
7. Б.С.Туниев. Новые точки находок амфибий и рептилий на Кавказе. //Вопросы герпетологии. VI. 1985. Ташкент.с.213-214.
8. B.S.Tuniyev. Sympatric amphibians of the Yew-box Groove //Abstracts Third Ord. Gen. Meet. SEN. 1985. Prague.p. 118-119.
9. Б.С.Туниев. Современное состояние охраны амфибий и рептилий в Кавказском заповеднике. //Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках лесной зоны. 1986. ч.П. с.217-219.
10. Б.С.Туниев, А.А.Лебедева. Дополнение к списку памятников природы Большого

Сочи.//Редкие и исчезающие виды растений и животных, флористические и фаунистические комплексы Северного Кавказа, нуждающиеся в охране.с.70-71.

11. В.М.Чхиквадзе, Б.С.Туниев. О систематическом положении современной сухопутной черепахи Западного Закавказья. //Сообщения АН Груз.ССР. 1986. Т.124. N3. с.617-620.

12. И.А.Сербинова, Б.С.Туниев. Содержание, разведение и реинтродукция малоазиатского тритона (*Triturus vittatus* Jen.).//Первое Всесоюз.совещ. по проблемам зоокультуры. Москва. с.147-150.

13. Н.Л.Орлов, Б.С.Туниев. Новый вид ужа *Natrix megaloccephala* sp.nov. с Кавказа (Ophidia: Colubridae). Труды Зоол.ин-та АН СССР. 1986. Т.158. с.116-130.

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

15. В.И.Ведмедеря, Н.Л.Орлов, Б.С.Туниев. Систематика гадюк комплекса *Vipera kaznakovi*.//Труды Зоол.ин-та АН СССР 1986. Т.157. с.55-61.

16. Н.Л.Орлов, Б.С.Туниев. Современные ареалы, возможные пути их формирования и филогения трех видов гадюк евро-сибирской группы комплекса *Vipera kaznakovi* на Кавказе. //Труды Зоол.ин-та АН СССР. 1986.Т.157.с. 107-135.

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

18. Б.С.Туниев, Е.С.Унанян. Видовой состав и суточная активность рептилий Хосровского государственного заповедника.//Биологический журнал Армении. 1986.Т.39. N 7. с.572-576.

19. Б.С.Туниев. Герпетологическая фауна Кавказского заповедника.-Автореферат дисс.на соиск.уч.степ.к.б.н.1987. 21 с.

20. Б.С.Туниев. Герпетофауна.//В кн.: Пицунда-Мюссерский заповедник. 1987. Москва. с. 109-112.

21. Б.С.Туниев, Н.М.Гутиева. К вопросу о влиянии структурно-агрегатного состава почв на распределение амфибий и рептилий.// Проблемы региональной фауны и экологии животных. 1987. Ставрополь. с.76-83.

22. Б.С.Туниев, А.А.Лебедева, Г.П.Григорьева. Рекомендации по выделению особо охраняемых участков и памятников природы района Сочи. 1988. ч.1.33 с.

23. В.Ф.Орлова, Б.С.Туниев. К систематике кавказских серых жаб группы *Bufo bufo verrucosissimus* (Pallas) (Amphibia, Anura, Bufonidae).//Бюлл.МОИП.1989.Т.94.вып.3. с.13-24.

24. Б.С.Туниев. Распространение, биология и экология кавказской крестовки на Западном Кавказе.//Вопросы герпетологии. VII. 1989.с.159-260.

25. Б.С.Туниев. Редкие амфибии и рептилии Кавказского биосферного заповедника. //Редкие и нуждающиеся в охране животные. Материалы к Красной книге. 1989.с.96-101.

26. Б.С.Туниев. Фенетический полиморфизм гадюки Динника в верховье р.Мзымты. //Фенетика природных популяций. Москва. 1990.с.281-282.

27. Б.С.Туниев. Герпетофауна уникальных колхидских лесов и ее современные рефугиумы.//Почвенно-биогеоценологические исследования на Северо-Западном Кавказе.1990. Пушино.с.55-70.

28. И.А.Сербинова, Б.С.Туниев, В.К.Утешев, О.И.Шубравый, Б.Ф.Гончаров. Создание подерживаемой в искусственных условиях популяции малоазиатского тритона (*Triturus vittatus ophryticus*, 1846).//Зоокультура амфибий.1990. Москва.с.75-81.

29. B.S.Tuniyev. On independence of Colchis centre of amphibians and reptiles speciation.//Abstracts First World Congress of Herpetology.1989.Canterbury.

30. B.S.Tuniyev. On the independence of the Colchis Center of Amphibian and Reptile Speciation.//Asiatic Herpetological Research.1990.Vol.3. p.67-84.

31. B.S.Tuniyev. Mediterranean influence on the herpetofauna of the Caucasian Isthmus. //Abstracts 6th Ord. Gen. Meet. SEH. 1991. Budapest. p.90.

32. Ч.Атаев, Б.С.Туниев, С.Шаммаков. Новые места находок хорасанского стеллиона в Восточном Копетдаге.//Изв.АН Туркменской ССР.1991.N 3.с.77-78.

33. Б.С.Туниев, Ч.Атаев, С.Шаммаков. *Stello erythrogaster nurgeldievi* ssp.nov.(Agamidae, Sauria) - новый подвид хорасанского стеллиона из Восточного Копетдага. //Изв.АН Туркменской ССР.1991.N 6.с.50-55.

34. Б.С.Туниев. Современное состояние и перспективы охраны герпетофауны Черноморского побережья Кавказа. //Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем Черноморского побережья.1991.ч.2.с.238-241.

35. Б.С.Туниев. Амфибии.//В кн.:Спутник наблюдателя. 1992.с.86-89.

36. Б.С.Туниев. Рептилии. // В кн.: Спутник наблюдателя. 1992. с.89-91.
37. B.Tuniyev. Conservation of lizards on the Caucasian Black Sea Coast. // Abstr. 1st International Congress on the Lacertids of the Mediterranean basin. 1992. p.25.
38. N.Orlov, B.Tuniyev. A New Species of Grass Snake, *Natrix megalcephala*, from the Caucasus (Ophidia: Colubridae). // Asiatic Herpetological Research. 1992. Vol.4. p.42-54.
39. N.Ananjeva, B.Tuniyev. Historical Biogeography of the *Phrynocephalus* Species of the USSR. // Asiatic Herpetological Research. 1992. Vol.4. p.76-98.
40. B.S.Tuniyev. Modern Situation and Perspective of the Herpetofauna in the Western Transcaucasia. // Asian Herpetological Meeting. 1992. Huangshan. p.66-67.
41. B.S.Tuniyev, Ch.Atayev, S.Shammakov. Amphibians and Reptiles of the Eastern Kopetdagh in Turkmenistan. // Asian Herpetological Meeting. 1992. Huangshan. p.67.
42. Б.С.Туниев. Пути сохранения герпетофауны в бассейнах малых рек курорта Сочи. // Актуальные вопросы экологии и охраны природных экосистем малых рек. 1992. Краснодар, с.210-211.
43. B.S.Tuniyev, S.M.Shammakov. *Coluber atayevi* Sp. Nov. (Ophidia, Colubridae) from the Kopet-Dag Mountains of Turkmenistan. // Asiatic Herpetological Research. 1993. Vol.5. p.1-10.
44. B.S.Tuniyev, S.Yu.Beregovaya. Sympatric Amphibians of the Yew-box Grove, Caucasian State Biosphere Reserve, Sochi, Russia. // Asiatic Herpetological Research. 1993. Vol.5. p.74-84.
45. M.Hoggren, G.Nilson, C.Andren, N.Orlov, B.Tuniyev. Vipers of the Caucasus: Natural history and systematic review. // Herpetological Natural History. 1993. No1. p.11-19.
46. B.Tuniyev, G.Nilson. The present situation and future perspectives on the West Transcaucasian herpetofauna. // Abstract 7th Ord. Gen. Meet. SEH. 1993. Barcelona. p.126.
47. B.Tuniyev, S.Volcik. On placing and thermobiology of polytypic population of *Vipera dinniki*. // Abstracts 7th Ord. Gen. Meet. SEH. 1993. Barcelona. p.127.
48. B.Tuniyev, S.Shammakov, Ch.Atayev. Modern condition of populations of venomous snakes in Turkmenian Kopetdag mountains. // Abstracts 7th Ord. Gen. Meet. SEH. 1993. Barcelona. p.127.
49. G.Nilson, B.S.Tuniyev, N.Orlov, M.Hoggren, C.Andren. Systematics and phylogeny of the vipers of Caucasus. // Second World Congress of Herpetology. 1993. Adelaide. p.181.
50. B.Tuniyev. On morphological variation of the West Caucasian newts. // Second World Congress of Herpetology. 1993. Adelaide. p.266.
51. Ч.Атаев, Б.Туниев, С.Шаммаков. Материалы к статусу некоторых редких и малоизученных видов пресмыкающихся Копетдага. // Изв. АН Туркменистана. 1993. No 4. с.15-21.
52. G.Nilson, M.Hoggren, B.Tuniyev, N.Orlov, C.Andren. Phylogeny of the vipers of the Caucasus (Reptilia, Viperidae). // Zoologica Scripta. 1994. Vol.23. No4. p.353-360.
53. N.B.Ananjeva, B.S.Tuniyev. Some aspects of historical biogeography of Asian rock agamids. // Russian Journal of Herpetology. 1994. Vol.1. No.1. p.42-52.
54. B.S.Tuniyev. Peculiarities of variation of the spotted newt *Triturus vulgaris lantzi* Wolt., crested newt *T.cristatus karelini* Str., and the banded newt *T.vittatus ophryticus* Bert. in the Western Caucasus. // Russian Journal of Herpetology. 1994. Vol.1. No.2. p.143-160.
55. Б.С.Туниев. Зоогеографический анализ герпетофауны Кавказского государственного биосферного заповедника и герпетогеографическое районирование его территории. // Итоги изучения природных экосистем Кавказского биосферного заповедника. Вып.15. 1994. Сочи. с.159-173.
56. А.А.Лебедева, Б.С.Туниев. Уникальные экосистемы приморской литорали Имеретинской бухты. // Актуальные вопросы экологии и охраны природы водных экосистем и сопредельных территорий. 1995. Краснодар. с.61-64.
57. Б.С.Туниев, А.А.Лебедева. Водно-болотные экосистемы Имеретинской низменности. // Актуальные вопросы экологии и охраны природы водных экосистем и сопредельных территорий. Краснодар. 1995. ч.2. с.64-67.
58. G.Nilson, B.S.Tuniyev, N.Orlov, M.Hoggren, C.Andren. Systematics of the Vipers of the Caucasus: Polymorphism or Sibling Species? // Asiatic Herpetological Research, 1995. Vol.6, p.1-26.

ПРИЛОЖЕНИЕ

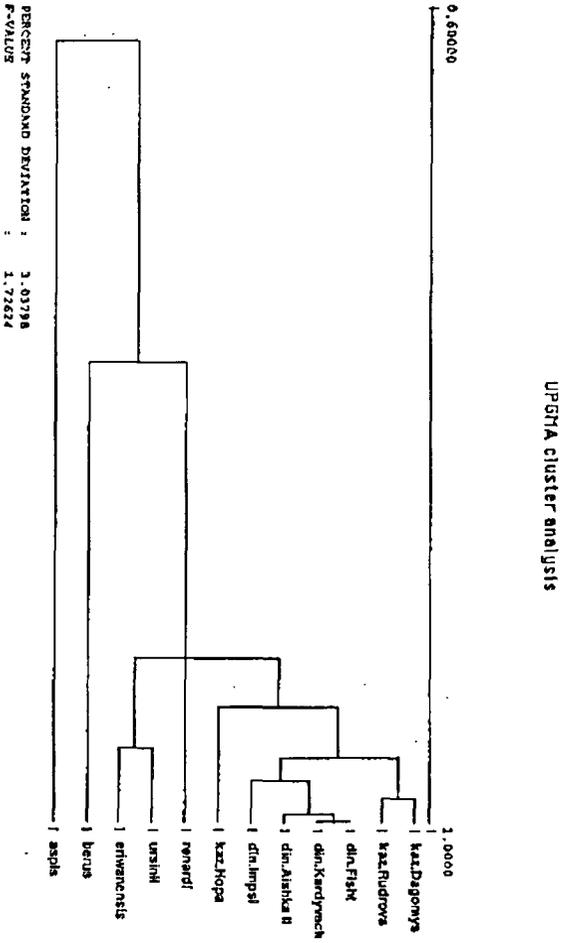


Рис. Кладограмма щиткоголовых гадюк Кавказа