

ГЕРПЕТОФАУНА УНИКАЛЬНЫХ КОЛХИДСКИХ ЛЕСОВ И ЕЕ СОВРЕМЕННЫЕ РЕФУТИУМЫ

Б.С.Туниев

Кавказский государственный биосферный заповедник
Госкомприроды СССР, Сочи

Герпетофауна Западного Закавказья неоднородна по составу и распределению, что является следствием различного возраста и генезиса ареалов видов. Наряду с автохтонными и эндемичными формами здесь встречаются виды, основная часть ареалов которых лежит в Европейской части СССР или в Восточном Средиземноморье. Вместе с тем ряд видов, имеющих основное ядро распространения в Колхиде, встречается и за пределами Западного Закавказья, в других районах Кавказского перешейка. В этом аспекте необходимо решение вопроса — что называть колхидской герпетофауной и каково ее место в фауне амфибий и рептилий Кавказского перешейка в целом.

История изучения герпетофауны Колхиды начинается с работ А.Нордманна /69/, К.М.Дерюгина /22/, А.Силантьева /49/, А.Браунера /9/, П.В.Нестерова /36/. Однако зоогеографическая оценка впервые обоснованно была дана в работах К.А.Сатунина /46, 47/. Так в 1910 г. К.А.Сатунин писал: "О происхождении фауны округа "западное Закавказье" я могу пока сказать еще очень мало. Со своими вечнозелеными растениями и бедною фауной страна эта представляется мне клочком Средиземноморской области в узком значении этого слова. Правда, здесь есть эндемичные виды или формы, но нет ни одного рода позвоночных, который не был бы представлен в странах, лежащих по побережью Средиземного моря, иногда даже теми же видами. Пришла ли эта фауна с запада или она есть остаток той фауны, которая некогда шла сплошь по берегу Черного моря? Ответить на эти вопросы при современном состоянии наших знаний невозможно. Но и теперь я могу вполне определенно сказать, что эта фауна по происхождению своему не имеет ничего общего с фаунами других частей Кавказского края".

В 1912 г. Сатунин разделил Кавказский перешеек на 5 подобластей и 11 округов, включив Колхиду в округ "Западное Закавказье" подобласти Побережья. Среди прочих заслуг в этой работе Сатунина впервые для фаунистов предельно точно выделен район Колхиды, границами которой указывались на севере отроги Главного хребта, ограничивающие бассейн р. Туапсе, на востоке - Арсианский хребет, на юге Понтийский хребет. Центральной частью округа указывалась долина р. Риони и прилегающие к ней южные склоны Главного хребта. К.А.Сатунин отмечал бедность округа пресмыкающимися и земноводными, вместе с тем подчеркивал наличие эндемичных для округа видов (*Vipera kaznakowi*, *Bufo verrucosissimus*).

А.М.Никольский (1913) относил к Средиземноморью целиком весь Кавказ, кроме восточного Предкавказья. Однако из-за отсутствия большого количества материала им не дифференцируются лесной и альпийский пояса Большого Кавказа.

Исследования последних десятилетий позволили существенно прояснить картину распространения большинства видов герпетофауны Колхиды /6, 7, 16, 17, 34, 35, 40, 41, 54, 55, 57/, а также способствовали ревизии таксономического статуса таких форм, как *Vipera kaznakowi* /38/, *Lacerta agilis* /70/, *Lacerta deryugini* /42, 66-68/, *Anguis fragilis colchicus* /31, 65/, *Lacerta saxicola* /20, 21/, *Bufo verrucosissimus*.

Накопление фактического материала позволило по-новому рассмотреть зоогеографию данного региона. Во многом этому способствовали и появившиеся работы об ископаемых амфибиях и рептилиях Кавказа /10, 24, 25, 61, 62/.

И.С.Даревский /19/ рассматривает семь различных по своему происхождению групп видов и подвидов в герпетофауне Закавказья.

Из представителей интересующего нас региона следует указать *Lacerta strigata* (малоазиатские виды), *Emys orbicularis*, *Anguis fragilis*, *Coronella austriaca*, *Elaphe quatuorlineates sauromates*, *Natrix natrix* (европейские виды, бореальные), *Testudo graeca*, *Natrix tessellata* (средиземноморские виды), *Pseudopus apodus*, *Coluber naja* (восточно-средиземноморские виды), *Lacerta saxicola*, *L. praticola*, *L. deryugini*, *L. media* (автохтонные виды). В этой работе Колхида, в узком смысле этого слова, не выделена самостоятельным центром формирования видов.

Н.Н.Щербак /64/ включает Колхиду в кавказский округ средиземноморской провинции, указывая характерными видами *Mertensiella caucasica*, *Pelodytes caucasicus*, *Lacerta saxicola-complex* и др. Однако непосредственно Колхиде как самостоятельному очагу формирования герпетофауны вновь не отводится определяющего места. Для того чтобы непосредственно перейти к особенностям герпетофауны Колхиды, нам необходимо уточнить — что называть колхидскими фитоценозами и какие типы растительности общепризнаны "колхидскими". Впервые яркие описания растительных ландшафтов Колхиды даны Н.М.Альбовым /3/, установившим редкий для России регион горной известняковой флоры, развивавшейся в основном автохтонно в условиях мощного рефугиума, с многочисленными эндемичными и реликтовыми видами и даже родами. А.А.Колаковский /28/ считает, что флора Колхиды в основном лесная и альпийская луговая и что ее главнейшие фитоценозы существовали издревле, изменяясь лишь по составу их эдификаторов, если не считать вымерших формаций субтропических вечнозеленых лесов в нижнем горном поясе. Благодаря малому изменению климата района /29/, здесь наиболее полно выражен третично-реликтовый характер лесной мезофильной флоры и растительности. Для третично-реликтового леса Колхиды характерно чрезвычайное обилие и разнообразие видов древесных и кустарниковых пород, невозможность выделить из них доминирующие виды (это свойственно и тропическим лесам), отсутствие ясно выраженной ярусности. Сверху лесной полог рисуется фестончатым, что также характерно для тропического леса с чрезвычайно густым стоянием деревьев, обилием лиан, эпифитов и почти полным отсутствием травянистого покрова. Все эти признаки во многом роднят колхидский лес с влажным тропическим лесом /43/. По мнению Е.Н.Синской /50/ лесная растительность Колхиды прошла в своем развитии три главных этапа: тропического леса, леса типа колхидского, но более богатого и распространенного на большей территории и, наконец, современного колхидского леса.

В колхидский тип растительности входит ряд фитоценозов, отличающихся по сложности строения, составу, экологическим особенностям, он может быть смешанным (полидоминантным), может быть представлен ценозом из одного-двух видов, но общим и обязатель-

ным признаком всех фитоценозов колхидского типа является насыщенность третичными реликтами. Территория, занимаемая колхидским типом растительности, характеризуется довольно однообразным термическим режимом, соответствующим субтропическому климату, но весьма разнообразными почвами /18/.

Герпетофауна колхидских лесов при всем ее своеобразии удивительно бедна. Причем имеются различия в видовом составе юго-восточной, северо-западной частей Колхиды и всей остальной ее территории. Так, на западных склонах Аджаро-Имеретинского и Лазистанского (Понтийского) хребтов встречаются кавказская длиннохвостая саламандра (*Mertensiella caucasica*), краснобрюхая ящерица (*Lacerta parvula*), аджарская ящерица (*L. mixta*), связанные в своем распространении с лесами, развитыми на кислых почвах подстилающих их вулканических пород. Аналогично с флористическими эндемиками этой части Колхиды (рододеироны Унгера и Смирнова османтус привлекательный, береза Медведова, эпигея гаультериевидная и др.) указанные виды амфибий и рептилий являются аджаро-лазистанскими эндемиками, иногда с незначительными иррадиациями в сопредельные районы, но не колхидскими эндемиками в широком смысле этого слова. Аналогично в северо-западной части Колхиды широко распространены скальные ящерицы Даревского и Браунера (*L. saxicola darevskii*, *L.s. brauneri*), отсутствующие в центральной и юго-восточной Колхиде. Эти животные по аналогии с флористическими эндемиками (лук Декандоля, колокольчики удивительный, бзыбский, кальшиелюбивый, Ядвига, дрок абхазский, горечавка удивительная, пупочник Кузнецова и др.) являются северо-колхидскими эндемиками. Для примера, из 450 колхидских эндемичных видов флоры 83, т.е. 25% является эндемиками северной Колхиды /2/. К колхидским эндемикам в широком смысле слова относятся малоазиатский тритон (*Triturus vittatus ophryticus*), тритон Ланца (*Triturus vulgaris lantzi*), колхидская жаба (*Bufo verrucosissimus*), кавказская крестовка (*Pelodytes caucasicus*), артинская ящерица (*Lacerta deryugini*), грузинская прыткая ящерица (*Lacerta agilis grusinica*), колхидский уж (*Natrix megaloccephala*), эскулапов полоз (*Elaphe longissima*) и кавказская гадюка (*Vipera kaznakowi*).

В рассматриваемом регионе, помимо колхидской, нами выделено еще три эколого-географические группы амфибий и рептилий, характеризующиеся сходством экологических требований (в первую очередь распределения) и сравнительным совпадением географического распространения.

1. Восточно-средиземноморская группа включает тритон Карелина (*Triturus cristatus karelini*), черепаху Никольского (*Testudo graeca nikolskii*), среднюю ящерицу (*Lacerta media*), черноморскую луговую ящерицу (*L. praticola pontica*), полосатую ящерицу (*L. strigata*), желтопузика

(*Pseudopus apodus thracicus*), водяного ужа (*Natrix tessellata*), оливкового полоза (*Coluber naja*). Для представителей этой группы характерен Балкано-Кавказский или Балкано-Крымско-Кавказский ареал. По экологическим требованиям - это ксеромезофилы или гемиксерофилы, распространение которых в Западном Закавказье приурочено к сухим (с годовой суммой температур свыше 5000°) предгорьям, до 200-300 м над ур. м. Так, черепаха Никольского, желтопузик, оливковый полоз в Колхиде встречаются на узкой приморской полосе с энклавами средиземноморской растительности от Туапсе до Пицунды - Сухуми; локальная популяция полосатой ящерицы известна из района Пицунды, а средняя ящерица - из окрестностей Пицунды и Сальме. Большинство находок луговой ящерицы и водяного ужа в Колхиде также приурочены к приморским амфитеатровым холмам до 400 м над ур.м. и лишь по долинам таких крупных рек, как Шахе, Мзымта, Бзыбь и др., водяной уж способен кинжально проникать до 600 м над ур.м. в глубь Колхиды. Таким образом, большинство этих видов встречается на участках, покрытых растительностью средиземноморского типа, либо на участках, где первичная колхидская растительность сведена, и ландшафты по своим термобиотопическим условиям приближаются к средиземноморским (вторичные шибляки и томилляры, пицундские сосновые роши, предгорные послелесные поляны, участки с вереском древовидным, можжевельником красным, земляничником мелкоплодным и др.).

2. Кавказская группа включает квакшу Шелковникова (*Hyla arborea schelkownikowi*), малоазиатскую лягушку (*Rana macrochemis*), кавказскую ящерицу (*L. caucasica alpina*), грузинскую ящерицу (*L. rudis*) и гадюку Динника (*Vipera dinniki*). Ареалы этих видов имеют более широкие очертания на Кавказском перешейке, чем у видов колхидской группы. Вместе с тем большинство их - автохтонны для Колхиды. По экологическим требованиям все эти виды - мезофилы, не выходящие за пределы мезофильных лесных и горно-луговых формаций. По-видимому, вся эта группа представляет собой выходцев Колхиды, сохранивших до наших дней тесную связь с основным очагом своего формирования, и лишь приобретение прогрессивных черт адаптации и более широкая экологическая валентность по сравнению с типично колхидскими видами не позволяют их однозначно объединять с последними.

3. Европейская группа включает зеленую жабу (*Bufo viridis*), сизую лягушку (*Rana ridibunda*), болотную черепаху (*Emys orbicularis*), веретеницу ломкую (*Anguis fragilis*), обыкновенного ужа (*Natrix natrix*), медянку (*Coronella austriaca*), желтобрюхого полоза (*Coluber yugularis caspius*). Эта группа неоднородна по составу и включает как виды со степным характером ареала (зеленая жаба, желтобрюхий полоз), так и широко распространенные в Европе виды (все остальные). В Колхиде значительное распространение получили лишь веретеница и медянка,

что затрудняет однозначно трактовать эти виды поздними вселенцами на Кавказ. Другие виды либо известны из нескольких точек на побережье Колхиды (зеленая жаба, обыкновенный уж), либо занимают узкую прибрежную полосу суши вместе со средиземноморцами (желтобрюхий полоз), или несколько шире (озерная лягушка, болотная черепаха). Несмотря на возможность встречи этих видов в типичных колхидских лесных формациях, большинство из них тем не менее приурочены к растительности средиземноморского типа.

Рассмотрим более детально распространение и распределение представителей колхидской группы.

Маловизантийский тритон встречается в Колхиде от берега моря до субальпийских лугов во всех типах леса. В районе так называемых "Колхидских ворот" (понижение Главного хребта между вершинами Фишт и Чугуш) переваливает на северный склон Западного Кавказа, доходя на северо-западе до Горячего Ключа и Краснодара, а на северо-востоке — до бассейна р. Лабы. В восточной части ареала вид пересекает Аджаро-Имеретинский хребет и доходит до окрестностей Тбилиси-Они. Изолировано известен из района Лагодехи. За пределами Колхиды этот вид встречается либо в лесах колхидского типа, либо в дериватах колхидских лесов.

Тритон Ланца населяет в Колхиде те же места, что и маловизантийский тритон. Зачастую оба вида симбиотопичны /56/. На северном склоне Западного Кавказа его ареал шире, чем у предыдущего вида, но в восточное Закавказье он проникает лишь по мезофильным лесам и субальпийским лугам до Триалетского хребта. Изолированное обитание в Талыше приурочено к экологически и генетически близким к колхидским — гирканским лесам.

Колхидская жаба встречается в Колхиде повсеместно от береговой линии моря до субальпийских лесов. На северном склоне Западного Кавказа известна из окрестностей Краснодара на западе и до пос. Псебай и Шахгиреевского ущелья на востоке, где населяет дериваты колхидских лесов от 400 до 1000 м над. ур. м. В Восточном Закавказье известна из Боржомского ущелья, района Лагодехи-Закаталы и Талыша, где в своем распределении не выходит за пределы мезофильных, насыщенных колхидскими и гирканскими элементами флоры лесов.

Кавказская крестовка в Колхиде имеет более ограниченный ареал, не встречается в приморской полосе и в дубняках. Места находок приурочены к мезофильным буковым, каштановым, пихтовым лесам, а также смешаношироколиственным лесам с вечнозеленым подлеском. На северном склоне Западного Кавказа ареал вида совпадает с ареалом колхидской жабы, но в отличие от последней крестовка не встречается на обезлесенных участках. Совпадает и юго-восточная граница распространения с таковой у колхидской жабы: восточнее Триалетского хребта крестовка не найдена. Изолировано обитает в мезофильных лесах района Лагодехи-Закаталы.

Армянская ящерица в Колхиде распространена аналогично крес-

товке и в своем высотном распределении викарирует с луговой ящерицей, достигая субальпийского пояса. На северном склоне Западного Кавказа встречается в дериватах колхидских лесов от р.Белой до р.Малая Лаба (Шахгиреевское устье). В Восточном Закавказье вид проникает до Триалетского хребта. Изолировано встречается в северо-восточной Грузии до Лагодехи-Закаталы.

Грузинская прыткая ящерица известна только с территории Колхиды и прилегающего к ней побережья до Новороссийска. В вертикальном распределении ограничивается до 700 м над ур.м., хотя известны локальные популяции из субальпийского пояса (хр.Аншха, Угловой).

Колхидский уж в своем распространении повторяет многие колхидские виды: от окрестностей Туапсе и Горячего Ключа на западе до междуречья Белой и Малой Лабы на севере, на восток через всю Колхиду до Боржомского устья и изолировано в районе Лагодехи-Закаталы /38/. В Колхиде распространяется до субальпийского пояса, на остальной части арвала не поднимается выше 1000 м над ур.м.

Эскулапов полоз встречается от окрестностей Новороссийска по всему Западному Закавказью, исключая среднегорье и высокогорье. Изолировано обитает в Боржомском устье, районе Лагодехи-Закаталы и в бассейне р.Белой на северном склоне Западного Кавказа.

Кавказская гадюка населяет всю Колхиду (до 1000 м над ур.м.). На северном склоне Западного Кавказа известна из междуречья Белой-Малой Лабы. Изолировано обитает в Боржомском устье и в районе Лагодехи.

Характер распространения скальных ящериц Даревского и Браунера, аджарской и краснобрюхой ящериц, а также кавказской саламандры рассмотрен выше. Добавим, что к узким аджаро-лазистанским эндемикам относится также турецкая ящерица (*Lacerta clarcorum*).

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 колхидских видов герпетофауны. К ним относятся Бело-Лабинский район северного склона Западного Кавказа, Кахетинский район (Лагодехи-Закаталы) на южном склоне Восточного Кавказа и Боржомский район в Восточном Закавказье. Сравнительный состав герпетофауны этих районов приведен в таблице.

Как видно из таблицы, наибольшие различия отмечаются между Колхидским и Кахетинским районами, наименьшие — между Колхидским, Боржомским и Бело-Лабинским. Если же учесть отмеченные выше особенности герпетофауны внутри самого Колхидского района, степень различий еще более уменьшится. В данном случае мы имеем дело с тремя более мелкими по размерам и представительству рефугиумами колхидской герпетофауны, сохранившимися вне основной территории Колхиды.

Т а б л и ц а
Представительство эндемичных колхидских видов герпетофауны
в основных рефугиумах Кавказского перешейка

Виды	Районы			
	Колхида	Бело-Лабинский	Кахетин-ский	Боржом-ский
Малоазиатский тритон	+	+	+	+
Тритон Ланца	+	+	-	+
Кавказская саламандра	+	-	-	+
Колхидская жаба	+	+	+	+
Кавказская крестовка	+	+	+	+
Артвинская ящерица	+	+	+	+
Грузинская прыткая ящерица	+	-	-	-
Скальная ящерица Даревского	+	+	-	-
Скальная ящерица Браунера	+	+	-	-
Аджарская ящерица	+	-	-	+
Краснобрюхая ящерица	+	-	-	+
Турецкая ящерица	+	-	-	-
Колхидский уж	+	+	+	+
Эскулапов полоз	+	+	+	+
Кавказская гадюка	+	+	+	+
Всего по району	15	10	7	11

Бело-Лабинский район лишь условно отделен от Колхиды гребнем Главного хребта. За исключением грузинской прыткой ящерицы на северном склоне Западного Кавказа в междуречье Белой - М.Лабы представлены все северо-колхидские виды. Необходимо

подчеркнуть, что это единство основано на том, что характерные для Колхиды элементы флоры и растительности переваливают в районе "Колхидских ворот" через Главный Кавказский хребет на северный его склон, где особенно сильно они представлены в бассейнах рек Белой, Цихе и Лабы. К северу от водораздельного хребта они имеют сплошное распространение до известнякового Скалистого хребта. В.П.Малеев /32/ отмечал, что часть Майкопского округа насыщена колхидскими элементами и по характеру флоры и растительности неотделима от Колхиды.

Боржомский район аналогично условно отделен от Колхиды Аджаро-Имеретинским хребтом. Флора и растительность таких урочищ, как Банисхевское и Ликанское ущелья, верхний пояс г.Ломист-Мта, а также окрестности Бакуриани практически не отличаются от колхидской.

В изолированном и отодвинутом на восток Кахетинском районе благодаря теплому и влажному климату также сохранились в значительном количестве представители древней третичной растительности /18/.

Современные ареалы выделенных нами эколого-географических групп амфибий и рептилий имеют четкие высотные-экологические границы, объясняемые естественно-историческими причинами.

Вселение предков видов колхидской и кавказской групп, по-видимому, произошло в миоцене с юга, когда Кавказский остров соединился на обширных пространствах с Малоазиатской сушей. Южный путь заселения Кавказа в верхнем миоцене различными видами млекопитающих рассматривает Н.К.Верещагин /11/, а ящериц группы *Podarchis - Archaeolacerta* - И.С.Даревский /20/. В то же время практически формируются Кавказские горы /8/.

Теплый субтропический климат, обусловивший пышное развитие влаголюбивой растительности, способствовал становлению и широкому распространению на Кавказе тепло- и влаголюбивых форм (тритоны малоазиатский и Ланца, кавказская крестовка, колхидская жаба, скальные ящерицы Даревского и Браунера, арвинская ящерица, колхидский уж, кавказская гадюка, фскулалов полоз), а также видов с более широкой экологической валентностью (малоазиатская лягушка, квакша Шелковникова, грузинская и пряткая ящерицы). Ископаемые остатки млекопитающих: малоазиатско-кавказских хомяков (*Mesocricetus*), прометеевых полевок (*Prometheomys*), землероек (*Sorex*), мелких кротов (*Talpa*) (Верещагин, 1959), а также насекомых: Orthoptera, Hemiptera, Blattoidea, Coleoptera, - свидетельствуют о наличии в миоцене хорошей кормовой базы для амфибий и рептилий. В миоцене же по южным склонам Большого Кавказа большинство этих видов достигло его восточной оконечности, откуда по Карабахскому мосту проникла в Талыш. О былой непосредственной связи Колхидо-Гирканской флоры указывали Н.И.Кузнецов /30/, И.В.Сафонов /48/ и др. И в настоящее время флористический состав Кахетинского района и Карабаха

имеет много общих черт с лесами Колхиды и Тальша /4, 13, 51, 53/.

Конец третичного периода характеризовался затуханием тектоники с возникновением широкой связи Кавказа через Крым с Балканами /11/ и формированием степных ландшафтов в северном Причерноморье /45, 63/. По-видимому, в этот период с запада в Предкавказье проникают южно-европейские виды, такие как озерная лягушка, зеленая жаба, болотная черепаха, веретеница ломкая, желтобрюхий полоз и медянка. В этот же период вдоль берега Черного моря с запада проникают в Колхиду такие виды, как средиземноморская черепаха, желтопузик, тритон Карелина, луговая и средняя ящерицы, оливковый полоз, водяной уж.

Началом первичного разрыва ареалов видов колхидской группы следует считать средний-верхний плиоцен, когда хребты Большого и Малого Кавказа подверглись значительному оледенению /14,15/. Основным ядром распространения этих видов стала Колхида, где даже в эпохи наибольших плейстоценовых похолоданий сохранялась относительно теплолюбивая растительность Кавказского типа /1, 11/. Наряду с Колхидой более мелкие рефугиумы спорадически сохранялись по всему Черноморскому побережью Кавказа, а также на северном склоне Главного Кавказского хребта в междуречье рек Пшеха и Малая Лаба, о чем свидетельствует и современное распространение третичной растительности колхидского типа на Западном Кавказе /1, 16, 44, 58, 60/. В узких влажных ущельях с относительно константным термическим режимом и сохранялись представители колхидской группы. Вместе с тем изолированные популяции могли сохраняться и в среднегорье, где рефугиумы с колхидской растительностью известны в районах Фишт-Оштенского массива, плато Лагонаки и даже на Центральном Кавказе /58, 60/. По-видимому, небольшие рефугиумы колхидского типа сохранялись также по южному склону восточной части Большого Кавказа и в ущелье верхнего течения Куры. Подобные рефугиумы для *Archaeolacerta* указывались И.С.Даревским /20/. Бесспорно, большинство горных популяций колхидских видов вымерли в ледниковый период, а сохранившиеся в рефугиумах накапливали оригинальные признаки, что привело к образованию различных географических форм (подвидов) на разных склонах Главного и Аджаро-Имеретинского хребтов. В пользу предположения о сохранении реликтовых популяций колхидских видов в горах свидетельствуют данные А.Л.Тахтаджяна /52/ и Л.И.Маруашвили /33/, согласно которым в ледниковые эпохи среднегодовая температура понижалась, видимо, не более чем на 1,5-2°C, тогда как осадков выпадало не менее 1500-2000 мм. И.С.Даревский /20/ рассматривает этот аргумент как доказательство возможного сохранения предгорных рефугиумов рептилий на обращенных к морю Гагринском, Бзыбском хребтах и в других районах, несмотря на коренную перестройку ареалов всех видов растения и животных в связи с развитием горных ледников.

В интергляциальный и особенно в постгляциальный периоды происходило смещение всех растительных поясов Кавказа /12/, что способствовало обособлению в перечисленных рефугиумах видов колхидской и кавказской групп, но более широкому распространению в Закавказье европейской и средиземноморской групп. В северо-западной части кавказского побережья Черного моря влаголюбивая растительность уступила место ксерофитизированной растительности средиземноморского типа. Растительные формации этого типа с господством можжевельников, пушисто-дубово-можжевельников сугрудков, сосняков и шибляков и сейчас характерны для района Анапа-Геленджик, энклавы средиземноморской растительности сохранились значительно южнее, вплоть до Пицунды /27, 53/.

После ксеротермической эпохи климат вновь становится более влажным, что способствовало восстановлению былых границ лесного пояса /12/. По всему субальпийскому поясу южного склона Главного Кавказского хребта от Центрального Кавказа до Фишт-Оштенского массива на западе широко развиваются субальпийские луга и криволесья /23, 58, 60/. На северном склоне такая растительность представлена в западной части, к востоку ее характер меняется и переходит в степную. Четкие границы субальпийского пояса в районе влияния теплого Черного моря очерчивает современную границу ареала гадюки Дивника и западного подвида кавказской ящерицы.

Окончательное установление современного климата способствовало стабилизации ареалов колхидских видов и выходу их разрозненных популяций из рефугиумов, при одновременном угнетении и сокращении ареалов европейских и особенно средиземноморских видов.

Завершая обзор колхидских видов герпетофауны и их основных рефугиумов, перечислим важнейшие, на наш взгляд, черты. Для колхидских видов характерны древность (сохранение с третичного периода), автохтонность, для ряда видов – угнетенность (кавказская гадюка, турецкая и грузинская прыткая ящерицы), наличие северо-колхидского известнякового и южно-колхидского вулканического центра формирования узко-эндемичных форм. Рептилии обладают общей тенденцией к меланизму, а амфибии – к низкотемпературным порогам размножения, что является адаптивными признаками, приобретенными в ледниковый период. Современное распространение колхидских видов, за редкими исключениями, не выходит за пределы рефугиумов колхидской растительности или ее дериватов; высотное распределение максимально в основном ядре (Колхиде) и достигает 1800 м над ур. м., в остальных рефугиумах, как правило, не превышает 1000 м над ур.м. Само же 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°C и изогетты в 800 мм.

ЛИТЕРАТУРА

1. Адамянц Г.И. О каштанниках Кавказа//Докл. Сочинского отдела географического об-ва СССР. - Л.: ГО СССР, 1971.-Вып. 2. - С. 398-404.
2. Адзизба З.И. Узкоареальные растения Абхазии//Тр. Сухумского ботанич. сада. - Тбилиси, 1980.-Вып. 26. - С. 69-82.
3. Альбов Н.М. Материалы для флоры Колхиды//Тр. Тифлисского ботанич. сада. - Тифлис, 1895.-Вып. 1. - 288 с.
4. Арушанян Р.И. Реликты Нагорного Карабаха и новые местонахождения их//Ботанич. журн. - 1973. - Т. 58. Вып. 5. - С. 700-706.
5. Бакрадзе М.А., Чхиквадзе В.М. Ископаемые сухопутные черепахи рода *Testudo* в СССР//Вестн. госмузея Грузии. - 1984. - Т. 33-А. - С. 163-174.
6. Банников А.Г. и др. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. - М.: Просвещение, 1977. - 389 с.
7. Бартенев А. Резникова М. Материалы по фауне амфибий и рептилий западной и центральной части Кавказского государственного заповедника//Бюлл. музея Грузии. - 1935. Т. 8. - С. 11-42.
8. Богачев В.В. Вопросы зоогеографии Кавказа и его геологическая история//Изв. Азерб. фил. АН СССР. - 1938, № 4. - С. 29-47.
9. Браунер А. Предварительное сообщение о пресмыкающихся и земноводных Крыма, Кубанской области, Волынской и Варшавской губерний//Записки Новороссийского общества естествоиспытателей. - Одесса, 1905. - Т. 28. - С. 8.
10. Векуа А.К. и др. Новые палеонтологические находки в Белой пещере (Западная Грузия)//Сообщ. АН ГССР. - 1979. - Т. 96, № 3. - С. 745-748.
11. Верещагин Н.К. История формирования наземной фауны Кавказского перешейка//Животный мир СССР. - М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1958. - Т. 5. - С. 486-505.
12. Верещагин Н.К. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. - М.- Л.: Изд-во АН СССР, 1959. - С. 455-513.
13. Гаджиев В.Д. и др. Закавказский заповедник. - М.: Агропромиздат, 1985. - 184 с.
14. Гвоздецкий Н.А. Физическая география Кавказа. - М.: Изд-во МГУ, 1954. - Т. 2. Вып. 1. - 208 с.
15. Гвоздецкий Н.А. Физическая география Кавказа. - М.: Изд-во МГУ, 1958. - Т. 2. Вып. 2. - 264 с.
16. Голубев Н.С. Об ареале кавказской крестовки *Pelodytes caucasicus* (Amphibia, Pelobatidae)//Вестн.зоол. - Киев. - 1980. - № 3. - С. 52-55.
17. Голубев Н.С. Кавказская крестовка - *Pelodytes caucasicus* Boul. (распространение, морфология, экология)//Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. - Л., 1985. - 25 с.

18. Гулисашвили В.З. и др. Растительность Кавказа. - М.: Наука, 1975. - 223 с.
19. Даревский И.С. Фауна пресмыкающихся Армении и ее зоогеографический анализ//Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук - Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1957. - 28 с.
20. Даревский И.С. Скальные ящерицы Кавказа. - Л.: Наука, 1967. - 201 с.
21. Даревский И.С., Ведмедеря В.И. Новый вид ящерицы группы *Lacerta saxicola* из северо-восточной Турции и близлежащих районов Аджарии//Тр. Зоол. ин-та АН СССР. - Л.: Наука, 1977. - Т. 74. - С. 50-54.
22. Дерюгин К.М. Отчет о путешествии и зоологических исследованиях в Чорохском крае (юго-западное Закавказье) и окрестностях Трапезонда//Тр. СПб. об-ва естествоиспытателей. - 1899. - Т. 30. Вып. 2. - С. 63.
23. Долуханов А.Г. Субальпийские ландшафты Кавказа как убежища реликтовых элементов флоры//Проблемы ботаники. - Л., 1974. - Т. 12. - С. 27-34.
24. Ефимов М.Б., Чхиквадзе В.М. Обзор находок ископаемых крокодилов СССР//Изв. АН ГССР. - 1987. - Т. 13, № 3. - С. 200-206.
25. Зерова Г.А., Чхиквадзе В.М. Обзор Кайнозойских ящериц и змей СССР//Изв. АН ГССР. - 1984. - Т. 10, № 5. - С. 319-325.
26. Коваль И.П., Литвинская С.А. Редкие растительные сообщества Краснодарского края//Растительные ресурсы. Редкие и исчезающие растения и растительные сообщества Северного Кавказа. - Ростов-на-Дону: Изд-во РГУ. - 1986. - Ч. 3. - 336 с.
27. Колаковский А.А. Растительный мир Колхиды//Материалы к познанию фауны и флоры СССР. - М.: МОИП, 1961. - Вып. 10. - 460 с.
28. Колаковский А.А. Флора Абхазии. - Тбилиси: Мецниереба, 1980. - Т. 1. - С. 7-18.
29. Кузнецов Н.И. Элементы Средиземноморской области в Западном Закавказье//Записки Русского географич. об-ва. - 1891. - Т. 23, № 3. - 190 с.
30. Кузнецов Н.И. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции//Записки АН СССР, - 1909. - Т. 24. - Вып. 1. - 174 с.
31. Лукина Г.П. К систематике веретениц//Герпетология. - Ташкент: Наука, 1965. - С. 6-10.
32. Малеев В.П. Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности СССР. - М.: Изд-во АН СССР, 1941. - С. 61-144.
33. Маруашвили Л.И. Целесообразность пересмотра существующих представлений о палеогеографических условиях ледникового времени на Кавказе. - Тбилиси: Изд-во Ин-та географии им. Вахуш-ти. 1956. - С. 1-113.

34. Миляновский Е.С. К фауне змей Абхазии//Тр. Абхазского госмузея. - 1957. - Вып. 2. - С. 199-203.
35. Негмедзянов В.А., Бакрадзе М.А. К герпетофауне Колхиды//Вопр. герпетологии. - Вып. 4. - Л.: Наука, 1977. - С. 153-155.
36. Нестеров П.В. Материалы по герпетологии и юго-западного Закавказья (Чорохский край)//Ежегодн. Зоол. музея АН СССР. - 1911. - Т. 16, № 1. - С. 1-18.
37. Никольский А.М. Пресмыкающиеся и земноводные Кавказа. - Тифлис: Изд-во Кавказского Музея, 1913. - 266 с.
38. Орлов Н.Л., Туниев Б.С. Новый вид ужа *Natrix megalocephala* sp. nov. с Кавказа//Герпетологические исследования на Кавказе. - Л.: Зоол. ин-т, 1986а. - Т. 158. - С. 116-130.
39. Орлов Н.Л., Туниев Б.С. Современные ареалы, возможные пути их формирования и филогения трех видов гадюк евро-сибирской группы комплекса *Vipera kaznakowi* на Кавказе//Тр. Зоол. ин-та АН СССР.-Л.: Зоол. Ин-т 1986б. - Т. 157. - С. 107-135.
40. Орлова В.Ф. Герпетофауна северной части Кавказского государственного заповедника//Вести. зоол. - 1973, № 2. - С.61-65.
41. Орлова В.Ф. Географическая изменчивость и описание лектотипа армянской ящерицы *Lacerta deryugini* Nik// Птицы и пресмыкающиеся. - М.: Изд-во МГУ, 1978а. - С. 188-203.
42. Орлова В.Ф. Географическое распространение и внутривидовая изменчивость луговой ящерицы на Кавказе//Птицы и пресмыкающиеся. - М.: Изд-во МГУ, 1978б. - С. 204-215.
43. Павлов Н.В. Ботаническая география СССР. - Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1948. - 704 с.
44. Печорин А.И., Лозовой С.П. Памятники природы Краснодарского края. - Краснодар: Краснодар. кн. изд-во, 1980. - 138 с.
45. Пидопличко И.Г. О ледниковом периоде. - Киев: Изд-во АН УССР, 1954. - 264 с.
46. Сатурин К.А. Некоторые соображения о происхождении фауны Кавказского края//Изв. Кавказского отделения русского географич. об-ва. - 1910. - Т. 20. Вып. 2. - С. 1-12.
47. Сатурин К.А. О зоогеографических округах Кавказского края//Изв. Кавказского музея. - Тифлис, 1912. - Т. 7.-Вып. 1. - С. 7-106.
48. Сафаров И.В. Дзельква, ее биолого-экологические особенности и хозяйственное значение//Изв. АН АзССР. - 1966. - Вып. 1. - С. 18-24.
49. Силантьев А. Материалы по герпетологии Черноморской губернии.//Ежегодн. зоол. музея Имп. АН. - 1903. - Т.8. - С. 1-10.
50. Синская Е.Н. Основные черты эволюции лесной растительности Кавказа в связи с историей вида//Ботанич. журн. - 1933. - Т. 18, № 5, 6.
51. Соколов С.Я. и др. Ареалы деревьев и кустарников СССР. - Л.: Наука, 1977. - Т. 1. - 163 с.

52. Тахтаджян А.Л. К истории развития растительности Армении//Тр. Ботанич. ин-та АрмССР. - 1946. - Т. 4. - С. 51-107.
53. Тахтаджян А.Л. Флористические области земли. - Л.: Наука, 1978. - С. 1-219.
54. Туниев Б.С. Герпетофауна южной части Кавказского государственного заповедника//Охрана реликтовой растительности и животного мира Северо-Западного Кавказа. - Л.: - Изд-во ГО СССР, 1983. - С. 84-94.
55. Туниев Б.С. Редкие и исчезающие амфибии и рептилии Кавказского заповедника//Экологические исследования в Кавказском биосферном заповеднике. - Ростов-на-Дону: Изд-во РГУ, 1985. - С. 104-116.
56. Туниев Б.С., Береговая С.Ю. Симпатрические амфибии Тисо-самшитовой роши//Тр. Зоол. ин-та АН СССР. - Л.: Зоол. ин-т, 1986. - Т. 157. - С. 136-151.
57. Туров С.С. Материалы к познанию фауны Кавказского государственного заповедника//Тр. Северо-Кавказской Ассоциации НИИ.- Ростов-на-Дону, 1928. - Вып. 2. - С. 15.
58. Харалдзе А.Л. О некоторых флорогенетических группах эндемиков Большого Кавказа//Проблемы ботаники. - Л.: Наука, 1974. - Т. 12. - С. 70-76.
59. Хозацкий Л.И. Морской шторм и некоторые сухопутные животные//Природа. - 1941, № 1. - С. 112-113.
60. Холявко В.С. и др. Атлас древесных пород Кавказа. - М.: Лесная пром-сть, 1978. - 215 с.
61. Чхиквадзе В.М. Обзор сведений об ископаемых остатках амфибий и рептилий из неогеновых отложений Северного Причерноморья. - Л.: Наука, 1981. - С. 151-152.
62. Чхиквадзе В.М. Ископаемые черепахи Кавказа и Северного Причерноморья. - Тбилиси: Мецниереба, 1983. - 148 с.
63. Щербак Н.Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. - Киев.: Наукова думка, 1966. - 239 с.
64. Щербак Н.Н. Основы герпетогеографического районирования территории СССР//Вопр. герпетологии. - Л.: Наука, 1981. Вып. 4. - С. 157-158.
65. Щербак Н.Н., Щербань М.И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. - Киев.: Наукова думка, 1980. - 253 с.
66. Bartenev A., Reznikova M. Neue Lacerta-Formen (Reptilia) aus dem Kaukasischen Staatsnaturschutzgebiete (Westkaukasus)//Zool.Anz. - 1931. - B. 96, No 9/10. - S. 268-271.
67. Bischoff W. Zur Kenntnis der innerartlichen Gliederung der Artwiner Eidechse, Lacerta deryugini Nikolskij, 1898//Zool.Abh. - 1962. - B. 38, No 1. - S. 1-51.
68. Bischoff W. Bemerkungen zur innerartlichen Gliederung und zur Verbreitung der Artwiner Eidechse

(*Lacerta deryugini* Nikolskij, 1898) an den Süd un-
gen des Groben Kaukasus//Salamandra. - 1984. -
B. 20, No 2/3. - S. 101-111.

69. Nordmann A. Catalogue raisonne des mammife-
res de la faune Pontique//Voyage dans la Russie meri-
dionale et la Crimêe, par la Hongrie, la Valachie et
la Moldavie. - 1840. - V. 3. - P. 535-551.

70. Peters G. Die Grusinische Zauneidechse *La-
certa agilis grusina* nomen novum//Zool.Anz. - 1960. -
B. 165, No 7/8. - S. 113-126.